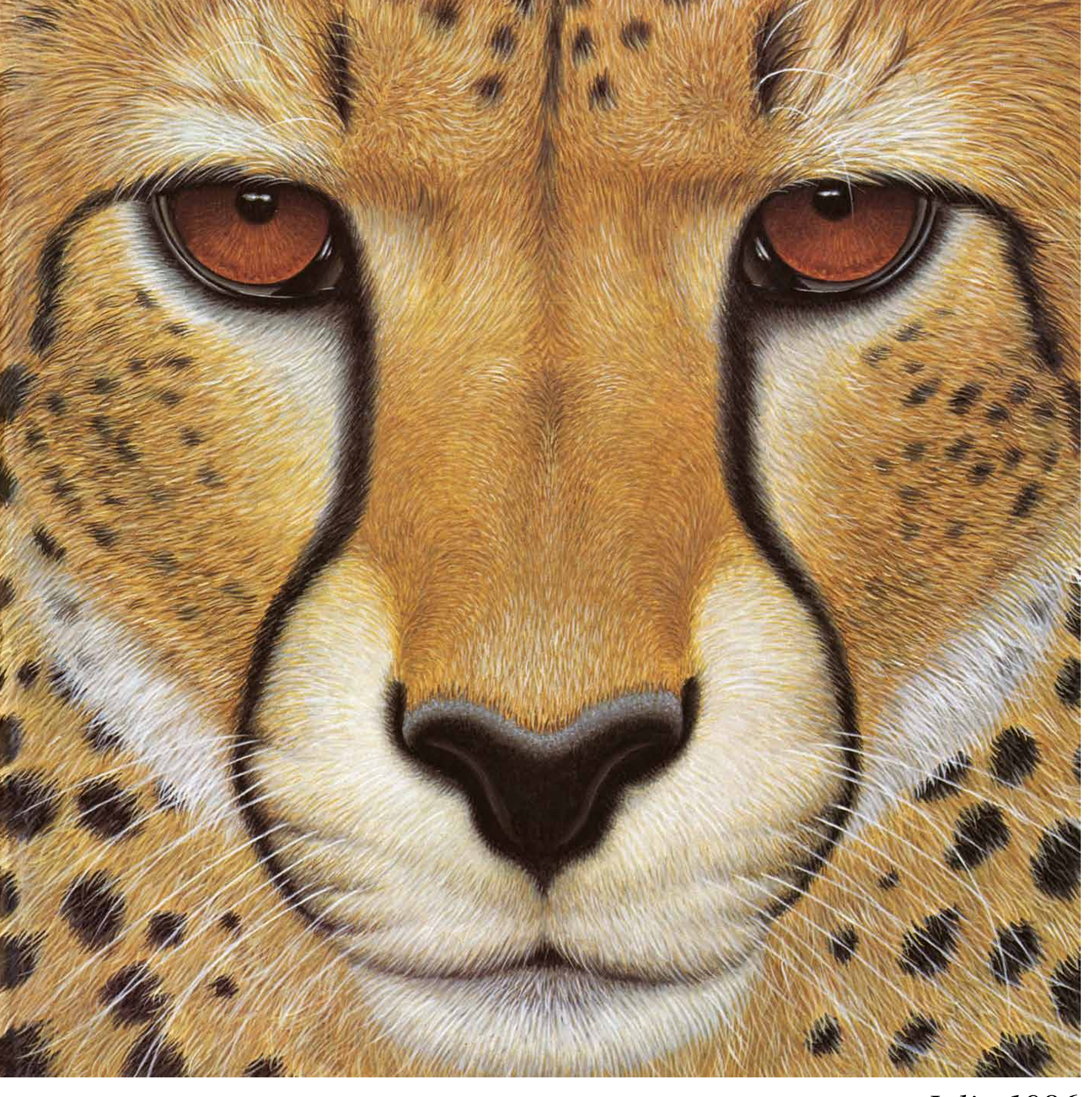
INVESTIGACION Y CIENCIA

Edición en español de SCIENTIFIC AMERICAN



¿SOBREVIVIRA EL GUEPARDO?

Julio 1986
450 PTAS.
(IVA INCLUIDO)

Los espacios en gris
corresponden a publicidad
en la edición impresa

Número 118
Julio 1986

INVESTIGACION Y
CIENCIA *Edición en español de* SCIENTIFIC AMERICAN

EDITA Prensa Científica, S.A.
Calabria, 235-239
08029 Barcelona (ESPAÑA)

Colaboradores de este número:

Asesoramiento y traducción:

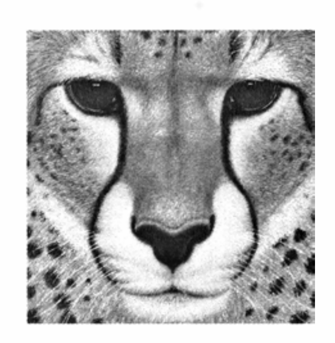
Raquel Ancín Viguiristi: *Muerte súbita por fallo cardiaco*; Santiago Torres Martínez: *Glicoesfingolípidos*; Manuel Puigcerver: *El clima de Marte*; Amando García Rodríguez: *Espumas acuosas*; Joandomènec Ros: *El guepardo, en peligro de extinción genética*; Antonio Blanco Freijeiro: *Busca de alimento en los bosques de la Europa posglacial*; Leandro Sequeiros y Mari Luz González Regalado: *Darwin, geólogo*; Luis Bou: *Juegos de ordenador*; J. Vilardell: *Taller y laboratorio.*

Ciencia y sociedad:

Antonio Bayés de Luna

Libros:

Carlos Castrodeza, Federico García Moliner, Francisco Javier López Aligué y Gustavo A. Llorente



PORTADA

La ilustración de portada es un retrato del guepardo. Pese a constituir por evolución el animal terrestre más rápido del mundo, se halla en peligro de extinción (véase "El guepardo, en peligro de extinción genética", por Stephen J. O'Brien, David E. Wildt y Mitchell Bush, en este mismo número). Antaño había varias especies de guepardo; la actual, *Acinonyx jubatus*, se extendía por todo el mundo. Según parece, se cuentan hoy menos de 20.000 ejemplares supervivientes y su área de distribución está limitada a Africa central y austral. Causa de la disminución del guepardo parece ser su constitución genética: nuevas pruebas señalan que el guepardo de Africa austral (y quizá los de toda Africa) es una especie endógama con escasa variabilidad genética. Las poblaciones bien adaptadas a su entorno pero que carecen de plasticidad genética se encuentran en desventaja cuando tienen que sobrevivir a períodos de cambio ecológico.

Suscripciones:

Prensa Científica, S. A.
Calabria, 235-239
08029 Barcelona (España)
Teléfono 322 05 51 ext. 33-37

Condiciones de suscripción:

España:
Un año (12 números):
4950 pesetas (IVA incluido)

Extranjero:
Un año (12 números): 35 U.S. $

Ejemplar atrasado ordinario:
450 pesetas (IVA incluido)

Ejemplar atrasado extraordinario:
575 pesetas (IVA incluido)

Distribución para España:

Distribuciones de Enlace, S. A.
Bruch, 49 - 08009 Barcelona

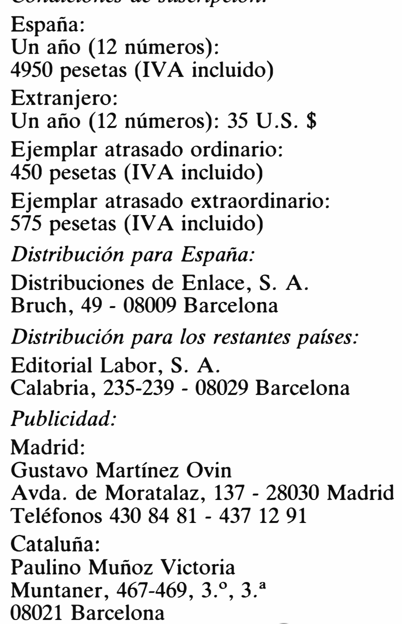
Distribución para los restantes países:

Editorial Labor, S. A.
Calabria, 235-239 - 08029 Barcelona

Publicidad:

Madrid:
Gustavo Martínez Ovin
Avda. de Moratalaz, 137 - 28030 Madrid
Teléfonos 430 84 81 - 437 12 91

Cataluña:
Paulino Muñoz Victoria
Muntaner, 467-469, 3.°, 3.ª
08021 Barcelona
Teléfono 211 92 45



Controlado por O.J.D.

PROCEDENCIA DE LAS ILUSTRACIONES

Pintura de la portada de Marvin Mattelson

Página	Fuente	Página	Fuente
7	Carol Donner	54-55	Stephen J. O'Brien, Instituto Nacional del Cáncer (*arriba*); Patricia J. Wynne (*abajo*)
8-11	Edward Bell	56	Stephen J. O'Brien
12	Carol Donner y Edward Bell	57-58	Patricia J. Wynne
15	Steven B. Levery, Centro Fred Hutchinson, Ronald E. Stenkamp y Keith D. Watenpaugh, Washington	61	G. Attardi
16-20	Hank Iken, Walken Graphics	62-64	G. Attardi, J. Montoya y Ricardo Génova
21	Steven B. Levery, Centro Fred Hutchinson para la Investigación del Cáncer, Ronald E. Stenkamp y Keith D. Watenpaugh, Washington	65	J. Montonya y R. Génova
22	Yasuo Fukushi, Universidad de Tohoku, Japón	66	J. Montoya
23	Hank Iken, Walken Graphics	68-69	J. Montonya, G. Attardi y Ricardo Génova
27	Servicio Geológico de los Estados Unidos	71	Timo Syrjänen, por cortesía del Museo Nacional, Helsinki
28-34	Ian Worpole	72-73	Andrew Tomko
35	Michael H. Carr, Servicio Geológico de los Estados Unidos	74	John Moss
38-41	Quesada/Burke	75	John Moss, Scarborough Borough Council
42-45	Gabor Kiss	76-77	Andrew Tomko
46	Laboratorios Sandia	81	Clifford D. Watson
49	Kathrine y Karl Ammann	82-83	Andrew Tomko
50-51	Patricia J. Wynne	84	Sally Black
		85	Andrew Tomko
		86	Biblioteca de la Universidad de Cambridge
		88-91	Ilil Arbel
		95-96	Michael Goodman

ISSN 0210-136X
Dep. legal: B. 38.999-76

Fotocomposición Tecfa, S.A.
Almogàvers, 189 - 08018 Barcelona

Fotocromos reproducidos por GINSA, S.A.

Gráfica Elzeviriana, S.A.
Nápoles, 249 - Tel. 207 40 11
08013 Barcelona

Printed in Spain - Impreso en España

Los autores

MICKEY S. EISENBERG, LAWRENCE BERGNER, ALFRED P. HALLSTROM y RICHARD O. CUMMINS ("Muerte súbita por fallo cardiaco") han participado activamente en los programas médicos de urgencia del área de Seattle. Eisenberg, adjunto de epidemiología de la Facultad de Medicina de la Universidad de Washington, así como director del servicio de urgencias de su Hospital clínico, es asesor de la división de servicios médicos de urgencia del Departamento de Salud de Seattle. Cursó el primer ciclo de carrera en la Universidad de Michigan, licenciándose en medicina por la Case Western Reserve y doctorándose por la Escuela de Salud Pública y Medicina Social de la Universidad de Washington. Bergner se recibió de doctor por la Escuela de Salud Pública de la Universidad de California en Berkeley. De 1972 a 1980 dirigió el Departamento de Salud de Seattle; en la actualidad trabaja para la división de aplicaciones de control del cáncer del Instituto Nacional del Cáncer. Hallstrom es profesor de investigación del departamento de bioestadística de la Universidad de Washington. Estudió matemáticas en la Universidad Brown y ha enseñado en distintas instituciones. Desde 1974 viene aplicando técnicas bioestadísticas al estudio de la epidemiología y al tratamiento de enfermedades cardiovasculares. Cummins es profesor ayudante de la Facultad de Medicina de la Universidad de Washington y médico del servicio de urgencias de su hospital clínico. Dirige los programas sobre desfibrilación manual y automática para técnicos médicos de urgencia.

SEN-ITIROH HAKOMORI ("Glicoesfingolípidos") tiene a su cargo el programa de oncología bioquímica del Centro Fred Hutchinson de Investigación del Cáncer, de Seattle. También enseña microbiología en la Facultad de Medicina de la Universidad de Washington. Tras licenciarse en medicina por la Universidad de Tohoku, Japón, en 1952, y doctorarse en 1956 por el Instituto de Bioquímica, disfrutó de una beca de investigación en el Hospital General de Massachusetts y la Facultad de Medicina de Harvard, integrándose luego en el claustro docente de Tohoku. En 1963 volvió al Hospital General de Massachusetts y, tres años más tarde, ocupó plaza de profesor visitante en la Universidad de Brandeis. En 1975 se integró en el Hutchison Center.

ROBERT M. HABERLE ("El clima de Marte") es científico investigador en la rama de estudios teóricos de la división de ciencias espaciales del Centro Ames de la Administración Nacional de Aeronáutica y del Espacio. Su dedicación a la ciencia es relativamente tardía, pues antes sirvió en la infantería en Vietnam. Trabajó varios años en Ames, trasladándose luego a la Universidad de Washington, por la que se doctoró en 1981. Haberle volvió entonces a Ames en calidad de investigador postdoctoral y fue nombrado para su actual cargo allí en 1983.

JAMES H. AUBERT, ANDREW M. KRAYNIK y PETER B. RAND ("Espumas acuosas") trabajan juntos en los Laboratorios Nacionales Sandia. Aubert procede de las universidades de Michigan y Minnesota. Tras doctorarse en ingeniería química, en 1982, fue contratado por Sandia. Kraynik es licenciado en ciencias (1973) por la Universidad Carnegie-Mellon y doctor (1976) por la de Princeton. Rand es técnico en aplicaciones de espumas con más de 20 años de experiencia en polímeros y, más recientemente, en espumas acuosas.

STEPHEN J. O'BRIEN, DAVID E. WILDT y MITCHELL BUSH ("El guepardo, en peligro de extinción genética") aportan sus conocimientos respectivos en genética, fisiología de la reproducción y medicina veterinaria a sus investigaciones sobre el guepardo. O'Brien, director del laboratorio de carcinogénesis vírica del Instituto Nacional del Cáncer, se doctoró (1971) en genética por la Universidad de Cornell. Se incorporó al instituto en 1972 para desarrollar un programa de genética de las células somáticas de mamíferos. Wildt, que se recibió de doctor (1975) por la Universidad estatal de Michigan, es fisiólogo de plantilla del Parque Zoológico Nacional de la Institución Smithsoniana, donde dirige un laboratorio de investigación. Previamente había enseñado en la Facultad de Medicina de Baylor y trabajado en los Institutos Nacionales de la Salud. Bush se graduó por la Universidad de California en Davis en 1965, en veterinaria, y trabajó en el equipo de la Facultad de Medicina de la Universidad Johns Hopkins antes de ocupar su actual cargo de jefe del departamento de salud animal del Parque Zoológico Nacional.

JULIO MONTOYA y GIUSEPPE ATTARDI ("ADN mitocondrial humano") han colaborado durante cuatro años en el laboratorio del último, en el Instituto de Tecnología de California. Montoya es profesor de bioquímica y biología molecular en la Facultad de Veterinaria de la Universidad de Zaragoza. Desde el inicio de su tesis doctoral en el departamento de bioquímica de la Facultad de Farmacia de la Universidad Complutense, en 1974, su labor investigadora ha estado relacionada con la biogénesis de las mitocondrias. Para profundizar en la organización y expresión del ADN mitocondrial humano se trasladó al laboratorio de Attardi. Este, profesor de biología molecular del Caltech desde 1963 y miembro de la Academia de Ciencias de los Estados Unidos, nació y se educó en Italia, doctorándose en medicina por la Universidad de Padua. Antes de ocupar su cargo actual había ido consolidando su formación en el Instituto Karolinska de Estocolmo (4 años), en la Universidad de Washington en Saint Louis (dos años) y en el Centro Nacional de Investigación Científica de Gif-sur Yvette.

MARK ZVELEBIL ("La busca de alimento en los bosques de la Europa posglacial") profesa arqueología y prehistoria en la Universidad de Sheffield. Tras cursar el primer ciclo universitario en esa institución se licenció por la Universidad de Cambridge. Se recibió de doctor en 1981 defendiendo una tesis sobre las culturas de la Edad de Piedra en la región septentrional del Báltico. Aquel mismo año se incorporó a la facultad de Sheffield. El campo principal de investigación de Zvelebil es la arqueología de las culturas de cazadores y recolectores.

SANDRA HERBERT ("Darwin, geólogo") es profesora de historia de la Universidad de Maryland en Baltimore. Formada en la Universidad de Wittenberg se doctoró en historia de las ideas por la Universidad de Brandeis. Ha enseñado en la Universidad de Maryland, en el Park College y en la Universidad de Princeton. También ha sido, durante un año, investigadora visitante de la Institución Smithsoniana.

Hace...

José M.ª López Piñero

...cincuenta años

Juan de la Cierva y Codorniu falleció en el aeropuerto londinense de Croydon, al estrellarse, poco después de despegar, el avión comercial que había tomado para trasladarse a Checoslovaquia. El viaje formaba parte de su actividad al servicio de la sublevación militar del 18 de julio, en cuyos preparativos había participado. Murió víctima de la inseguridad de los aviones de alas rígidas, el problema a cuya superación había dedicado toda su vida.

Nacido en Murcia en 1895, Juan de la Cierva residió en esta ciudad durante sus primeros nueve años. Se examinó de ingreso y de los dos primeros cursos de bachillerato en el Instituto de Segunda Enseñanza de la capital murciana, aunque en realidad pasaba ya entonces los inviernos en Madrid, donde su familia se había trasladado a causa de los cargos de su padre, el político conservador Juan de la Cierva y Peñafiel. El resto de los estudios secundarios los cursó ya en Madrid y a continuación ingresó en la Escuela de Ingenieros de Caminos. Obtuvo el título en 1919, tras presentar un proyecto de ferrocarril de Murcia a Mula, y aquel año fue también por vez primera diputado a Cortes. Sin embargo, ni el ejercicio profesional ni la carrera política le interesaron. Como ingeniero de caminos, quedó en situación de "expectante de destino" al terminar sus estudios y no ingresó en el cuerpo hasta 1926, pero entonces pasó a la de supernumerario, que conservó hasta su muerte. Fascinado desde niño por la aviación, se dedicó a ella íntegramente con la independencia económica que le permitía la posición social de su familia.

El primer contacto directo de Juan de la Cierva con la aviación se produjo en 1910, cuando un Bleriot XI –similar al que su constructor había utilizado el año anterior en su célebre travesía del Canal de la Mancha– hizo la primera demostración en Madrid de vuelo con un "aparato más pesado que el aire". Su entusiasmo se refleja en el hecho de que en esta misma fecha, cuando sólo tenía quince años, terminara la construcción de un planeador, en colaboración con sus amigos José Barcala y Pablo Díaz Fernández, con el que lograron elevarse en saltos de algunos metros de altura. Algo después, el mismo grupo construyó su primer aeroplano con motor: un biplano que llamaron BCD-1, utilizando las iniciales de sus apellidos, y que en 1912 figuró entre los primeros aviones españoles que volaron cierto tiempo en exhibiciones y festejos. Menos fortuna tuvo el monoplano BCD-2, otro producto de la actividad del trío, que resultó destruido al capotar cuando rodaba después de un vuelo, en 1913, poco antes del ingreso de Juan de la Cierva en la Escuela de Caminos.

El estudio de la carrera proporcionó al joven murciano la base científica y técnica necesaria para continuar trabajando seriamente en un campo que interesaba entonces a otros ingenieros españoles. Recordemos que, durante la segunda década del presente siglo, Heraclio Alfaro y Eduardo Barrón diseñaron y probaron diversos prototipos de aviones, Raúl Pateras uno de helicóptero y Daniel Montero inventó el "aeroestable", una especie de piloto automático. Antes de obtener el título, Juan de la Cierva participó en un concurso convocado para equipar la naciente fuerza aérea española, al que también concurrieron Alfaro, Barrón y el hermano de Pablo Díaz. La Cierva lo hizo con el C-3, un trimotor biplano equipado con motores Hispano-Suiza de 220 CV cada uno. Tras un primer vuelo satisfactorio, el aparato quedó destruido por un accidente, a causa de una pérdida de velocidad cuando viraba a poca altura. Ello significó un grave quebranto económico, ya que el avión había costado una importante cantidad aportada por un financiero, y una profunda frustración para su diseñador que condicionó su trayectoria posterior.

Decidido a investigar posibilidades distintas a las de los aviones de alas rígidas, Juan de la Cierva empezó descartando las planteadas hasta entonces: los ornitópteros, o máquinas voladoras con alas batientes, y los helicópteros, sustentados con hélices de ejes verticales. Ideó otra completamente nueva, partiendo de la observación de que el ala de un avión experimenta al planear una tracción hacia delante, además de una fuerza de sustentación hacia arriba, y de la cuestión de lo que sucedería si fuera sujetada desde un extremo y se mantuviera girando en círculo. En unas declaraciones posteriores explicó su concepción inicial en los siguientes términos: "En 1919, la destrucción, ocasionada por una *pérdida de velocidad* de un gran avión de bombardeo, fue motivo de que me dedicara a estudiar una máquina voladora que no estuviera sujeta a tal riesgo. En principio, estudié la fórmula helicóptero; pero las dificultades mecánicas y aerodinámicas de este tipo de aparato me hicieron desistir. A comienzos de 1920 se me ocurrió la idea de utilizar, para la sustentación, hélices que girasen libremente, en lugar de las alas batientes de un ornitóptero, en el que también había pensado. Poco después me di cuenta de que podía reemplazar el movimiento vertical alternativo por la marcha oblicua continua. El AUTOGIRO estaba concebido. Las ventajas que soñaba para mi nuevo aparato eran la supresión de la pérdida de velocidad y el aterrizaje vertical, cualidades susceptibles de ser alcanzadas por la aplicación del principio básico del sistema; pero era preciso conseguir que el aparato volase para tener la seguridad de que el capital problema de la seguridad estaba resuelto; y, en aquellos momentos, todavía estaba lejos de conseguirlo".

La patente original, presentada por la Cierva en julio de 1920 y extendida a finales del mes siguiente, describe así el *nuevo aparato de aviación*: "El aparato objeto de esta patente consiste en un cuerpo o fuselaje, de forma alargada, propia para hendir el aire y semejante al de los aeroplanos ordinarios, conteniendo el o los motores, los aviadores y la carga transportada, provista de una o varias hélices que le impulsen a moverse en dirección de su eje, de dos o más ruedas, que le permitan rodar por el suelo, y de los timones de profundidad y dirección convenientes para su gobierno. A este cuerpo va sólidamente unido un aparato, que se compone de dos molinetes sobre un mismo eje, montados de forma que puedan girar libremente. Las aspas de uno están dispuestas de tal modo, que la reacción del viento debido a la marcha le haga girar en sentido contrario del otro. El eje de dichos molinetes está inclinado sobre el del cuerpo del aparato, de manera que una velocidad según este último, origina una componente según el primero, componente que hace girar las aspas, provocando una reacción sustentadora que produce el vuelo del conjunto. Dicho ángulo puede ser variado a voluntad del piloto para obtener diversos re-

gímenes de vuelo. Esto mismo se puede tener por la maniobra de un peso a lo largo de un cuerpo que cambie el centro de gravedad, y por la del timón de profundidad.

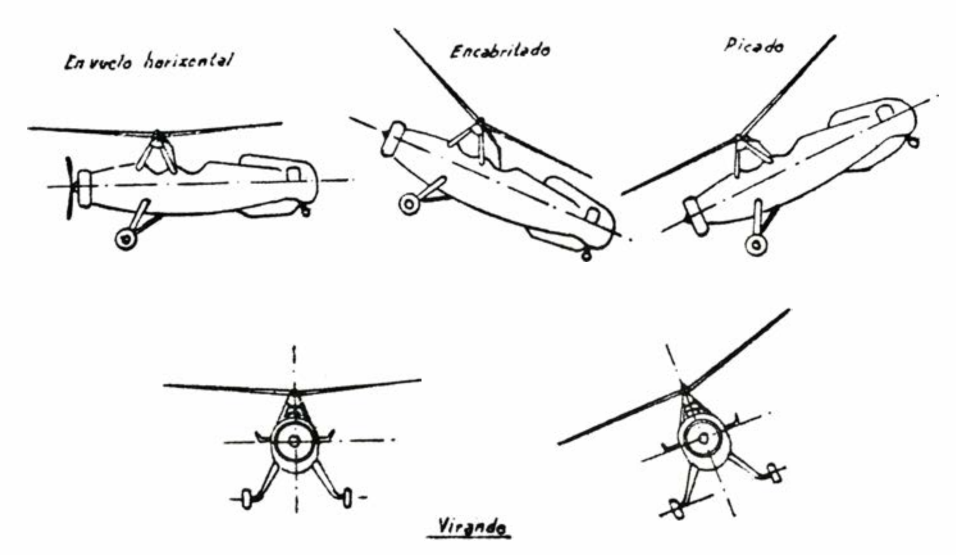
"El dispositivo descrito no necesita para mantenerse en el aire una velocidad mínima según el eje del cuerpo, que es el del motor (cosa que ocurre con los aeroplanos), sino una velocidad mínima según el eje del aparato, lo que permite, al pararse el motor, bajar planeando con velocidades mucho más pequeñas que con los aeroplanos, llegando a obtenerse fácilmente la bajada vertical sin peligro alguno.

"Para obtener la estabilidad casi automática, las aspas de los molinetes forman con el eje de giro un ángulo agudo, visto el aparato desde encima. Además, uno de los molinetes tendrá mayor momento de inercia que el otro para provocar un efecto giroscópico amortiguador de los balances originados por la posición baja del centro de gravedad (respecto al de la presión), que contribuye a la estabilidad. Un pequeño plano de deriva, colocado en la parte del eje del aparato y orientable a voluntad, permite efectuar una maniobra de viraje en combinación con el timón de dirección, análoga a la similar de un aeroplano, con los alerones y el timón.

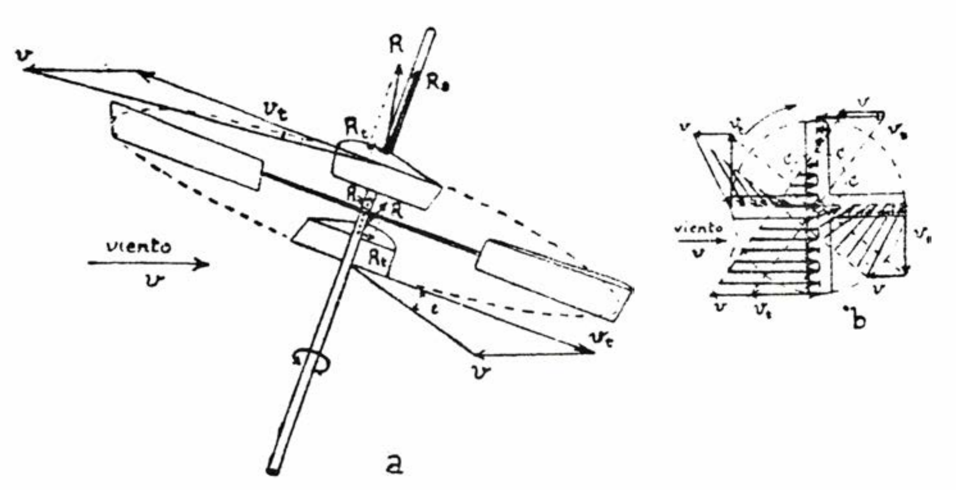
"Aunque el funcionamiento del aparato descrito es independiente del sistema de molinete autogiro (girando automáticamente) adoptado para constituir el aparato, he deducido, por mis propios estudios y experiencia, el molinete de mayor rendimiento para esta aplicación; consiste en una, cuyas palas monoplanas tengan un perfil cualquiera de polar óptima (Halbronn 106, por ejemplo), cuya cuerda, en un punto cualquiera de dicha pala, sea perpendicular al eje del molinete, y teniendo las palas un alargamiento no inferior a 10". García Albors ha ofrecido la relación de las doce patentes que posteriormente, hasta finales de 1934, presentó en España Juan de la Cierva sobre perfeccionamientos y mejoras en los "aparatos voladores de alas giratorias", así como las correspondientes a quince países de Europa y América.

El primer autogiro, construido con el fuselaje de un viejo monoplano, se ensayó en octubre de 1920. Este C-1 llevaba dos rotores coaxiales girando en sentidos opuestos y, debido a la mayor lentitud del inferior, tendía a volcarse hacia la derecha. Quedó demostrada la autorrotación, pero resultaba necesario corregir el descentramiento, para lo cual la Cierva diseñó un rotor único, que llamó "compensado" porque su finalidad era obtener una resultante aerodinámica centrada. Lo comprobó entre 1921 y 1922 con dos nuevos prototipos en los que persistieron las descompensaciones. A lo largo de este período había llegado a una idea totalmente diferente que, como dice José Warleta, era mucho más sencilla y permitiría los primeros vuelos dignos de tal nombre con alas giratorias. Se trataba de "articulación de batimiento", que permitía un movimiento cíclico de batimiento de las palas al girar el rotor: la que avanza va subiendo, mientras que la que retrocede va bajando, de forma que se minimiza el par de vuelco transmitido al eje del rotor. En febrero de 1923, el C-4 fue el primer autogiro que hizo un vuelo satisfactorio. A partir de entonces, se interesaron por la invención los medios especializados internacionales y la propia aviación militar española. Esta última puso a disposición de la Cierva personal técnico, el Laboratorio Aerodinámico dirigido por Emilio Herrera y los talleres de Cuatro Vientos. Ello condujo al autogiro C-6, que significó un paso definitivo. La filmación de sus vuelos fue presentada en la IX Exposición Internacional de Aeronáutica, de París (1924) y, el año siguiente, la Cierva realizó exhibiciones en Londres con el modelo C-6 bis, asimismo con excelente acogida. Poco más tarde se creó la "Cierva Autogiro Company" y se inició la fase industrial. La travesía del Canal de la Mancha (1928) fue un hito publicitario de su comercialización en Europa, pronto seguida de la fundación de la "Pitcairn-Cierva Autogiro Company of America".

Hasta el final de su vida, Juan de la Cierva continuó trabajando febrilmente en torno al autogiro, tanto sobre cuestiones teóricas –principalmente los problemas matemáticos de su sustentación– como técnicas, sobre todo las relacionadas con el despegue directo, sin rodar, y con la velocidad.



1. Posiciones de vuelo del autogiro C-30



2. Composición y distribución de velocidades en las palas de un autogiro. Los símbolos designan lo siguiente: d = *diámetro (del eje) transversal al viento,* R = *resistencia total del aire,* Rt = *resistencia del viento en dirección tangencial,* Ra = *id. axial,* Rr = *id. radial y* v = *velocidades*

Muerte súbita por fallo cardiaco

El corazón puede dejar de bombear sin aviso previo. La ayuda inmediata proporcionada por personal médico de urgencia o por testigos expertos constituye en ocasiones la diferencia que separa la vida de la muerte

Mickey S. Eisenberg, Lawrence Bergner, Alfred P. Hallstrom y Richard O. Cummins

No existe urgencia médica más espectacular que la muerte por fallo cardiaco súbito. De repente, el corazón se detiene. La víctima, a menudo aparentemente saludable, se desploma sin previo aviso o, en el mejor de los casos, con breves síntomas premonitorios: dolor torácico, ahogo, sudoración, náuseas y una fatiga abrumadora. Pierde el conocimiento en cuestión de segundos, pues se interrumpe la irrigación del cerebro al cesar el bombeo del corazón. La muerte se torna inmediata, precedida de convulsiones, una fuerte sensación de ahogo e incontinencia.

En el pasado había poca esperanza para los atacados por la muerte súbita. Hoy se les mantiene artificialmente la circulación y la respiración hasta provocarles un choque que restituya las contracciones rítmicas normales del corazón. Sin embargo, esos procedimientos resultan fútiles a menos que se apliquen en los primeros minutos que siguen al colapso. Cada minuto que pasa sin administrarse el tratamiento correcto reduce drásticamente las posibilidades de reanimación.

Tanto importa que la víctima reciba ayuda médica de inmediato que en algunos países de Occidente se han establecido servicios que envían con toda rapidez especialistas entrenados a la escena de la parada cardiaca. En ocasiones el personal médico de urgencia reacciona con la celeridad suficiente para recoger la vida al vuelo, devolviendo las víctimas de la muerte súbita a una actividad normal y socialmente productiva.

No cabe duda de que la extensión de esos programas salvaría más vidas. Las estadísticas de los servicios médicos de urgencia demuestran que los vehículos especialmente equipados con personal experto constituyen un modo eficaz de abordar el problema de la muerte súbita. Llevar a cabo las inversiones necesarias en personal y equipo resulta un paso viable y menos caro, que también rebajaría notablemente la mortalidad de los afectados por el fallo cardiaco.

La expresión "muerte súbita por fallo cardiaco" se refiere a la interrupción inesperada de la respiración y la circulación causada por una enfermedad cardiaca subyacente, como la aterosclerosis de las arterias coronarias. A menos que se restablezcan la respiración y la circulación en pocos minutos, no podrá evitarse la muerte biológica definitiva, por lesión irreversible del cerebro.

La muerte súbita constituye parte importante de un problema más amplio: la enfermedad coronaria. Se desconoce el número exacto de personas que sufren afecciones de ese tipo. Los estudios necrópsicos indican la existencia de signos precoces de la enfermedad en la inmensa mayoría de varones a partir de su tercera década de vida. Desgraciadamente, la mera presencia de factores de reconocida contribución al riesgo de enfermedad cardiaca no identifica con precisión los sujetos expuestos a la muerte súbita. De hecho, la mayoría de los casos de enfermedad coronaria no se descubren hasta la aparición de complicaciones graves, como la angina de pecho (dolor producido por la falta de aportación de sangre oxigenada al músculo cardiaco), el infarto de miocardio (muerte del tejido muscular cardiaco) o, en el peor de los casos, la muerte súbita.

Esas y otras complicaciones cardiacas se traducen cada año, sólo entre los norteamericanos, en aproximadamente millón y medio de ataques cardiacos; tres cuartas partes de los afectados ingresan en hospitales, donde reciben cuidados coronarios avanzados. Esos pacientes muestran excelentes tasas de supervivencia: más del 80 por ciento de los ingresados sobreviven al ataque y reciben el alta.

Más de 350.000 norteamericanos carecen cada año de esa fortuna. Los ataques que sufren aparecen a menudo sin aviso previo; cuando se manifiestan los síntomas, suelen preceder al ataque en menos de una hora, lo que da al paciente pocas posibilidades de llegar a un hospital antes de sufrir el colapso. Esas son las víctimas de la muerte súbita por fallo cardiaco. De la mayoría se tiene constancia de que hayan padecido alguna enfermedad coronaria, infarto de miocardio o angina de pecho. Sin embargo, en un 20 por ciento de los casos la muerte súbita constituye, para la víctima, la primera señal de que su corazón y arterias coronarias no están sanos.

En circunstancias normales, las cámaras del corazón sano se contraen y relajan rítmicamente; coordinan su acción los impulsos eléctricos que emanan de dos nódulos cardiacos y que se transmiten al músculo por las fibras nerviosas embutidas en él. El corazón experimenta muchos tipos de arritmias, de trastornos del ritmo cardiaco, no obstante lo cual, y por muchas razones, sólo unas pocas se asocian con la muerte súbita. La más frecuente de ellas es la fibrilación ventricular, que se registra en unas dos terceras partes de los casos.

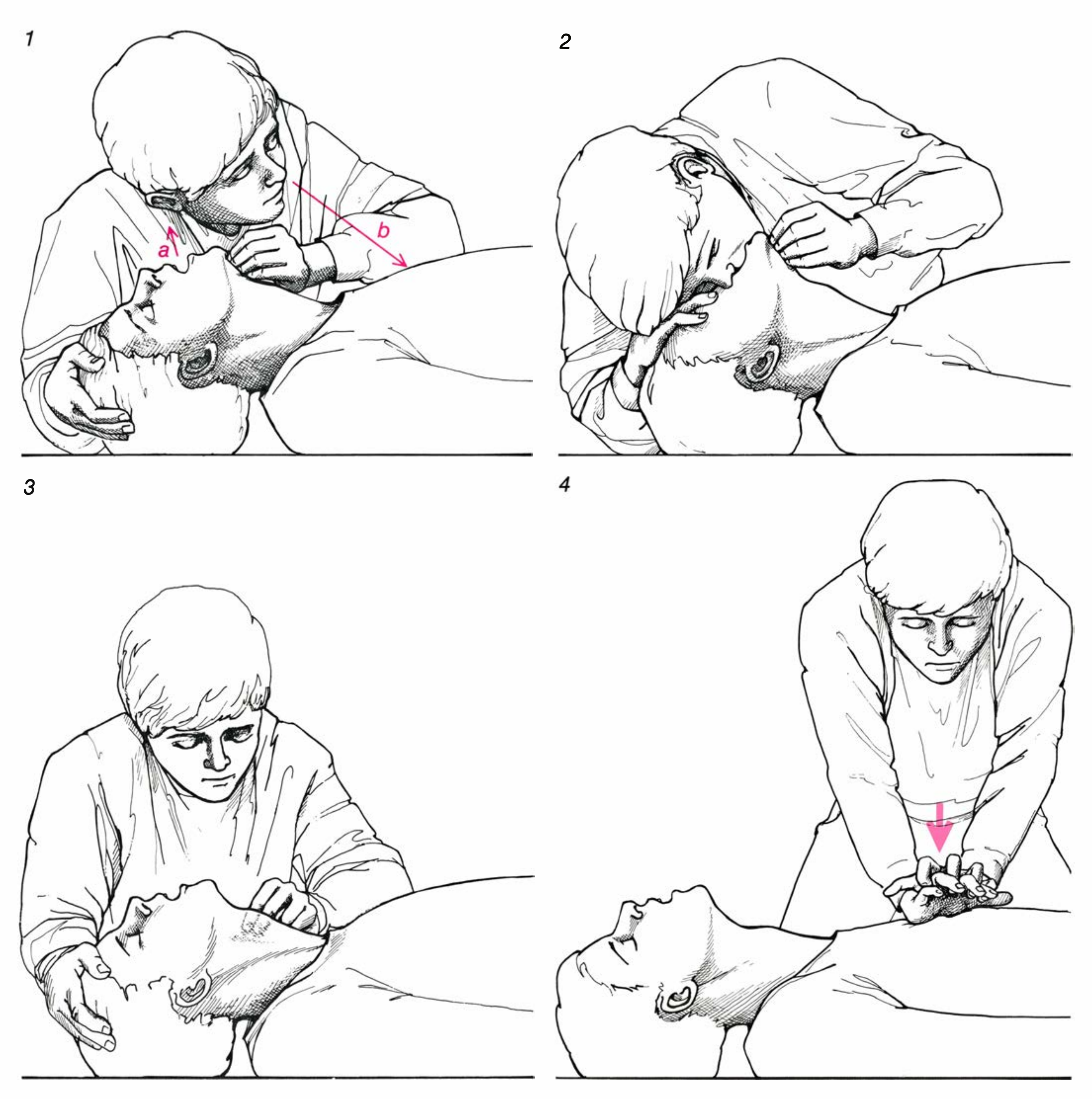
Durante la fibrilación ventricular los impulsos que controlan la contracción de los ventrículos, las dos grandes cámaras situadas en la parte baja del corazón, se tornan caóticos. El músculo se contrae, pero sin ejercer una acción coordinada de bombeo; las cámaras no expulsan la sangre. La presión sanguínea y el pulso se anulan inmediatamente.

No se conoce el mecanismo detallado que desencadena la fibrilación ventricular. Entre sus posibles causas se cuentan la isquemia miocárdica (reducción del flujo sanguíneo al músculo cardiaco), desequilibrios electrolíticos o anomalías plaquetarias de la sangre y la tensión psicológica. El infarto agudo de miocardio es el factor precipitante en sólo el 20 o 30 por ciento de los casos de fibrilación ventricular.

La ausencia de hallazgos reiteradamente comunes en los pacientes que superan el ataque súbito apunta la existencia de diversos síndromes etiológicos. Lo que no impide dividir las muertes súbitas en tres grandes grupos, según la causa inmediata de la alteración del ritmo: las asociadas con infarto de miocardio, con isquemia miocárdica o con alteraciones primarias y mal conocidas del ritmo cardiaco.

Sean cuales fueren las causas coadyuvantes o inmediatas de la muerte súbita por fallo cardiaco, los modernos procedimientos de reanimación de urgencia pueden retrasar la muerte biológica lo suficiente para devolver la vida al afectado. La velocidad con que se apliquen dichos procedimientos determina directamente las posibilidades de supervivencia de la víctima.

El tratamiento inmediato de la muerte súbita es la reanimación cardiopulmonar (RCP), una serie repetida de respiraciones boca a boca y compresiones torácicas que impelen pequeñas cantidades de sangre oxigenada (apro-



1. REANIMACION CARDIOPULMONAR (RCP) se llama el tratamiento inmediato que debe administrarse a las víctimas de parada cardiaca. Si se comprueba que el afectado ha perdido la conciencia, se colocan la cabeza y el cuello de modo que la parte posterior de la lengua no bloquee las vías respiratorias (*1*), lo cual se consigue empujando la cabeza hacia atrás y elevando la barbilla. Se confirma la ausencia de respiración escuchando o sintiendo la espiración (*a*) y observando si el pecho de la víctima sube y baja (*b*). En ausencia de respiración espontánea se inicia inmediatamente la respiración artificial boca a boca (*2*). Se cierran los orificios nasales de la víctima, se coloca la boca sobre la suya sin dejar resquicios y se sopla. Tras las dos primeras respiraciones, dadas en un intervalo de cuatro a siete segundos, se toma el pulso de las arterias carótidas del cuello, que discurren a ambos lados de la nuez (*3*). Si no se detecta pulso, se inician las compresiones torácicas (*4*). Se colocan las eminencias tenar e hipotenar (la base de la mano) sobre el esternón de la víctima, a unos cinco centímetros de la prominencia esternal. Se entrecruzan los dedos de ambas manos y se aplica la presión en sacudidas, empujando firmemente con los brazos estirados. Se deprime el pecho de la víctima unos cinco centímetros de 80 a 100 veces por minuto. Si se actúa en solitario deben alternarse las compresiones torácicas con la ventilación: por cada 15 compresiones se dan dos insuflaciones. Las víctimas de parada cardiaca que reciben RCP inmediatamente tras el colapso tienen una probabilidad doble de sobrevivir que las que no la reciben. El procedimiento de reanimación cardiopulmonar se muestra aquí sólo de modo esquemático.

ximadamente del 5 al 30 por ciento del gasto cardiaco normal) al cerebro, corazón y otros órganos vitales. Tras la RCP viene el tratamiento médico definitivo, en orden a restaurar la circulación y respiración normales. El tratamiento consiste en la inserción de un tubo endotraqueal, administración de medicamentos y desfibrilación.

La desfibrilación interrumpe las contracciones caóticas del músculo cardiaco y brinda a la actividad eléctrica normal del corazón la posibilidad de recuperar el control temporal de las contracciones cardiacas. Se logra aplicando, sobre el pecho de la víctima, un choque eléctrico que despolariza simultáneamente todas las células cardiacas y reajusta los nódulos marcapasos del corazón.

Hace sólo algo más de dos décadas, los servicios médicos comunitarios de urgencia estadounidenses presentaban graves deficiencias en la administración de ese tipo de cuidados cardiacos. La atención prehospitalaria de urgencia recaía principalmente en las ambulancias privadas, mal equipadas, y compañías funerarias, cuyos vehículos servían a veces de ambulancia, y cuyo personal era inexperto en primeros auxilios. Los informes de la Academia Nacional de Ciencias y de la Comisión Presidencial de Seguridad en Autopistas confirmaron los inadecuados niveles del servicio médico de urgencia y la desigualdad en la competencia del personal.

La mejora de los servicios de urgencia a mediados de los años 60 respondió más al deseo de reducir la mortalidad debida a los accidentes de tráfico que al de salvar a las víctimas de ataques cardiacos. Sin embargo, también éstas se beneficiaron de la mayor rapidez del tratamiento de urgencia. El gobierno federal norteamericano promocionó los servicios médicos de urgencia en su Acta de Seguridad en Autopistas Nacionales y Tráfico, de 1966. Se desarrolló un curso oficial de entrenamiento de 81 horas para técnicos médicos de urgencia (TMU), encaminado a la instrucción de personal en las técnicas básicas de mantenimiento de la vida, incluida la RCP.

Se tenía constancia de que más de la mitad de las muertes relacionadas con enfermedades cardiacas se producían fuera del hospital, en el transcurso de las dos horas siguientes a la aparición de los síntomas, pero aún así no se consideraron los cuidados coronarios avanzados un componente específico de los servicios de urgencia hasta la segunda mitad de la década de 1960. En 1966, J. Frank Pantridge y J. S. Geddes, del Royal Victoria Hospital, pusieron a punto en Belfast, Irlanda del Norte, las primeras unidades móviles de cuidados intensivos capacitadas para enfrentarse con la muerte súbita. Las unidades iban dotadas de un médico y una enfermera, entrenados en las técnicas de desfibrilación y en la administración de fármacos antiarrítmicos, así como en el tratamiento del infarto de miocardio. Pronto recorrieron los calles de Estados Unidos vehículos de urgencia similares. No los conducían personal hospitalario, sino profanos que habían recibido de 400 a 1500 horas de instrucción sobre el tratamiento de paradas cardiacas extrahospitalarias y otras enfermedades agudas y urgencias médicas. Los primeros programas de ese tipo, desarrollados en Seattle, Miami, Los Angeles y Columbus, los dirigieron, respectivamente, Leonard A. Cobb, de la Facultad de Medicina de la Universidad de Washington, Eugene L. Nagel, de la Facultad de Medicina de la Universidad de Miami, J. Michael Criley, de la de California en los Angeles, y James V. Warren, de la estatal de Ohio.

En 1973 el desarrollo de programas paramédicos y la expansión de entrenamientos de TMU recibieron un decidido apoyo, al aprobar el Congreso norteamericano el Acta de Sistemas y Servicios Médicos de Urgencia, posteriormente renovada en 1976 y de nuevo en 1979. La legislación original destinaba 185 millones de dólares al desarrollo de TMU y programas paramédicos en 300 regiones de la nación; también estimulaba la organización de sistemas integrales de los cuidados médicos de urgencia.

El sistema global de servicios médicos de urgencia constituye una compleja integración de distintos elementos: líneas telefónicas de acceso urgente, personal experto, vehículos especialmente equipados, médicos supervisores y enlaces telemétricos por los que pueda transmitirse a los hospitales datos fisiológicos vitales. Aun cuando los servicios médicos de urgencia se diseñan para tratar cualquier clase de urgencia médica (no sólo paradas cardiacas) su capacidad de respuesta rápida los convierte en elemento decisivo de cualquier programa de ayuda a las víctimas de muerte súbita.

En la actualidad, en Estados Unidos, tan sólo el 5 por ciento de las víctimas de muerte súbita por fallo cardiaco se reaniman y sobreviven hasta ser dados

2. MORTALIDAD POR ENFERMEDAD CORONARIA. Cada año se registran en Estados Unidos aproximadamente millón y medio de ataques cardiacos causados por el bloqueo parcial o completo de las arterias coronarias y por arritmias. Una cuarta parte de los ataques pueden calificarse de muertes súbitas extrahospitalarias: aquellos casos en los cuales la enfermedad coronaria provoca la interrupción de la circulación y la respiración con poco o ningún aviso previo. Menos del 5% de las víctimas de muerte súbita se reaniman.

TIEMPO DE RESPUESTA DEL PERSONAL PARAMEDICO (MINUTOS)	OTRAS ARRITMIAS				FIBRILACION VENTRICULAR			
	COLAPSO SIN TESTIGOS		COLAPSO CON TESTIGOS		COLAPSO SIN TESTIGOS		COLAPSO CON TESTIGOS	
	SIN RCP POR TESTIGOS	RCP POR TESTIGOS	SIN RCP POR TESTIGOS	RCP POR TESTIGOS	SIN RCP POR TESTIGOS	RCP POR TESTIGOS	SIN RCP POR TESTIGOS	RCP POR TESTIGOS
6-10	0	0	0	.01	0	.01	.1	.3
2-6	0	0	.01	.1	0	.1	.3	.5
0-2	0	.01	.1	.3	.1	.3	.5	.7

3. PROBABILIDAD DE REANIMACION de la muerte súbita (*barras de color*); depende, fundamentalmente, de las circunstancias que rodean la parada cardiaca y de lo que tardan los médicos o el personal paramédico en administrar el tratamiento definitivo. La naturaleza de la arritmia que provoca la interrupción de la circulación en la víctima y la presencia de testigos del consiguiente colapso no pueden controlarse. El tiempo de respuesta de las unidades paramédicas y la probabilidad de que algún espectador sea capaz de practicar la RCP pueden mejorarse aumentando el número de vehículos y personal de urgencias.

de alta del hospital. Ese bajo índice de supervivencia viene a reflejar que, en la gran mayoría de los casos, el servicio médico de urgencia, si llega, lo hace demasiado tarde. El porcentaje de supervivientes podría incrementarse sustancialmente mediante un esfuerzo nacional coordinado. Dado que la cifra absoluta de casos es muy elevada, se salvarían muchas vidas reduciendo, por poco que fuera, la demora en la administración de RCP y desfibrilación a las víctimas de paros cardiacos.

Muchos factores circunstanciales (la edad de la víctima, si hubo testigos o si la víctima tuvo la suerte de recibir RCP por parte de algún testigo), guardan una importante relación con la probabilidad de reanimar con éxito a quien padezca un fallo cardiaco. Sin embargo, dichos factores son impredecibles y su alteración resulta harto difícil. Otros factores que determinan las posibilidades de supervivencia de la víctima guardan una relación directa con la estructura de programas de urgencias cardiacas y son susceptibles, a menudo, de mejoras significativas. A las diferencias en los cuidados de urgencia cabe achacar las notables discrepancias que señalan los índices de supervivencia tras la muerte súbita extrahospitalaria en distintas comunidades: desde sólo el 3 por ciento hasta el 30 por ciento. Los factores controlables que pueden traducirse en un cambio inmediato del porcentaje de reanimaciones son los intervalos que median entre el colapso y el inicio de la RCP y entre el colapso y el inicio del tratamiento definitivo (es decir, la desfibrilación).

Cada comunidad posee una estructura demográfica, geográfica y recursos financieros característicos, de ahí que se hayan desarrollado diversos tipos de servicios médicos de urgencia. Pueden éstos constar de unidades de TMU normales, TMU especializados equipadas para desfribrilación inmediata o de personal paramédico, o bien una combinación de esos tipos.

Por supuesto, los estudios revelan que en las comunidades dotadas sólo de unidades básicas de TMU el índice de supervivencia en casos de muerte súbita es bajo. Esas unidades sólo pueden proporcionar RCP en la escena del colapso; para administrar a la víctima cuidados más especializados deben transportarla hasta algún hospital. Así, quizá transcurran más de 20 minutos hasta que el infortunado recibe choques de desfibrilación.

Los programas que dotan de desfibriladores a los técnicos mejoran significativamente la tasa de supervivencia. La disponibilidad de desfibriladores en las unidades de TMU casi quin-

tuplicó el índice de supervivencia en un suburbio de Seattle que carecía de otros cuidados especializados de urgencia. Señala otro estudio que esa única mejora produjo beneficios similares en comunidades rurales de Iowa.

Los programas de urgencia compuestos en su totalidad por personal paramédico alcanzan mejores tasas de supervivencia que aquellos cuyos responsables exclusivos son TMU básicos. A pesar de ello, el coste del entrenamiento y los equipos especializados (desfibriladores incluidos) ha limitado el número de programas paramédicos.

Los mejores índices de supervivencia se observan en poblaciones que se sirven de un sistema combinado de TMU y personal paramédico, como las de Seattle, Miami y Columbus. Los técnicos llegan tres o cuatro minutos después del colapso e inician la RCP; pocos minutos después arriba el personal paramédico, que administra cuidados más avanzados, principalmente la desfibrilación. Se lograrían incluso tasas superiores de supervivencia si los TMU dispusieran también de desfibriladores. Las unidades de TMU podrían entonces iniciar la RCP y la desfibrilación si el estado de la víctima así lo aconsejara. El personal paramédico, que llegaría poco después, administraría la medicación indicada, insertaría tubos endotraqueales y provocaría más choques desfibriladores si hubiera lugar a ello. En el condado de King, Washington, se emprendió en 1979 un programa combinado de ese tipo, con óptimo rendimiento: la tasa de supervivencia de los casos extrahospitalarios de fibrilación ventricular en los que transcurrieron más de cuatro minutos entre la llegada de los TMU y la del personal paramédico creció del 18 al 38 por ciento.

En general, la adición de más vehículos, equipo auxiliar y personal entrenado abreviará el tiempo que transcurre entre el colapso y la iniciación de RCP y el que media entre el colapso y la administración del tratamiento definitivo. Sin embargo, superado cierto punto los beneficios son escasos: la reducción ulterior del tiempo de respuesta requiere grandes inversiones en vehículos y personal con poca o ninguna ganancia en los índices de supervivencia.

Por ejemplo, se ha conseguido un tiempo medio de respuesta de cuatro minutos utilizando 100 vehículos de urgencia de bomberos distribuidos en los 1300 kilómetros cuadrados del condado de King. Calculamos que la reducción del tiempo de respuesta en unos 30 segundos más requeriría la incorporación de 31 nuevos vehículos, cada uno de los cuales costaría unos 43.000 dólares al año (sin aumentar la dotación de personal). El incremento del personal paramédico resulta todavía más caro: en ese condado cuesta 500.000 dólares al año mantener una unidad médica.

En esas circunstancias, la opción más ventajosa consiste en mejorar las unidades de TMU básicas equipando los vehículos con desfibriladores. Puesto que no se precisa el aumento del personal, se administraría la desfibrilación en menos tiempo y a un coste relativamente modesto.

El coste no es el único factor que puede hacer prohibitivo el incremento de las unidades de TMU o paramédicas. En muchas comunidades la geografía, la altura de los edificios y el trazado de las carreteras imponen límites a los tiempos de respuesta; no pueden éstos reducirse sustancialmente por mucho que se aumente el número de unidades. Sin embargo, caben otras estrategias para abreviar los tiempos de respuesta de los servicios de urgencia, algunas de ellas de fácil realización y baratas.

Por ejemplo, sin más que mejorar el acceso a los centros de comunicación de urgencias y la eficacia de la transmisión de los mensajes pueden ahorrarse valiosos segundos en los tiempos de respuesta. Muchas comunidades han mejorado ese acceso estableciendo un número de teléfono único y fácil de recordar (911 en Estados Unidos) al que puede informarse de todas las urgencias. Se han desarrollado también sistemas computarizados que localizan rápidamente las direcciones e identifican el vehículo de urgencia disponible más cercano.

Otra medida que rinde beneficios con una inversión relativamente pequeña es el establecimiento de programas de enseñanza de RCP. Cobb desarrolló en Seattle el primero de ellos en 1971. Desde entonces muchas otras comunidades han instituido programas similares, impartiendo esas enseñanzas en concepto de servicio público o por pequeñas cuotas. Se supone que en la comunidad donde exista gran número de individuos entrenados aumentará la posibilidad de que las víctimas reciban de inmediato la RCP. La probabilidad de supervivencia de quienes la reciben duplica a las de las víctimas que quedan sin esa asistencia. La Asociación Americana del Corazón y la Cruz Roja Americana han promocionado activamente esos programas. Las sesiones, que duran de tres a nueve horas, brindan también una oportunidad ideal para informar a los participantes de los teléfonos de urgencia, los factores de riesgo de la enfermedad coronaria, cardiología preventiva y los signos de alarma del infarto de miocardio.

Sin embargo, la instrucción en RCP a poblaciones enteras ha cosechado éxitos discretos. Nuestra experiencia en el área del condado de King es ilustrativa: aunque el porcentaje de población entrenada en RCP se ha sextuplicado en la última década, el de paradas cardiacas en las que algún testigo inició la RCP se ha estabilizado en un 30 por ciento en los últimos años. Ello es así en parte porque la mayoría de los que se instruyen voluntariamente en RCP son jóvenes (la edad media es de 33 años) y equitativamente divididos entre hom-

	INFARTO DE MIOCARDIO	ISQUEMIA MIOCARDICA	ALTERACIONES PRIMARIAS DEL RITMO
PORCENTAJE DE MUERTES CARDIACAS SUBITAS	20-30	?	?
HALLAZGOS DE AUTOPSIA	OBSTRUCCION ARTERIAL CORONARIA; ENFERMEDAD CORONARIA GRAVE	ENFERMEDAD CORONARIA	CORAZON APARENTEMENTE NORMAL EN UN PEQUEÑO PORCENTAJE DE CASOS. OTROS CON ENFERMEDAD CORONARIA
DURACION DE LOS SINTOMAS DE ALARMA ANTES DEL COLAPSO	DE MINUTOS A HORAS	MINUTOS	SEGUNDOS; SIN AVISO PREVIO
PRONOSTICO A LARGO PLAZO TRAS REANIMACION	BUENO	BUENO	MALO

4. TRES CAUSAS de disfunciones cardiacas que provocan muerte súbita: infarto de miocardio (muerte de tejido cardiaco debida a la falta de oxígeno), isquemia (reducción de la aportación de oxígeno y nutrientes al corazón) y alteraciones del ritmo poco conocidas. La muerte súbita se clasifica aquí según esas causas.

PERSONAL Y VEHICULOS DE URGENCIA	NUMERO DE VEHICULOS QUE RESPONDEN A LA LLAMADA DE URGENCIA	TIEMPO MEDIO ENTRE EL COLAPSO Y LA RCP (MINUTOS)	TIEMPO MEDIO ENTRE EL COLAPSO Y LA DESFIBRILACION (MINUTOS)	TIEMPO MEDIO ENTRE EL COLAPSO Y EL TRATAMIENTO ESPECIALIZADO (MINUTOS)	INDICE DE REANIMACION (PORCENTAJE)
TMU	1	4	20 (EN EL HOSPITAL)	20 (EN EL HOSPITAL)	3
TMU-D	1	4	4	20 (EN EL HOSPITAL)	≈20
PARAMEDICOS	1	8	8	8	10-20
TMU Y PARAMEDICOS	2	4	8	8	15-20
TMU-D Y PARAMEDICOS	2	4	4	8	20-30

5. CUIDADOS CARDIACOS DE URGENCIA. Pueden administrarlos técnicos médicos de urgencia (TMU), TMU especializados y entrenados en el uso de desfibriladores (TMU-D) o personal paramédico. Un TMU suele recibir 81 horas de enseñanza sobre técnicas básicas de mantenimiento de la vida (principalmente RCP); un TMU-D recibe otras 10 horas de instrucción sobre el manejo de desfibriladores. El personal paramédico puede proporcionar cuidados más avanzados, por lo que su instrucción exige de 400 a 1500 horas. Un servicio médico de urgencia se compone de combinaciones de esos especialistas sanitarios; a cada grupo se le asignan vehículos especialmente equipados. El alto coste de una unidad paramédica, comparado con el de una unidad TMU, determina que en las poblaciones se disponga de menos unidades paramédicas que de TMU, por lo que aquéllas tardan más en llegar a la escena de la parada cardiaca que éstas. Dado que, cuanto más rápidamente reciba la víctima de una parada cardiaca el tratamiento médico (básico y especializado), mayores son sus probabilidades de reanimación, los programas de servicios de urgencia que combinan TMU o TMU-D con personal paramédico han demostrado ser los más efectivos.

bres y mujeres. Sin embargo, la mayoría de las víctimas de parada cardiaca son hombres mayores de 50 años, que habitualmente sufren el colpaso en casa. Las esposas de las víctimas de paradas cardiacas, por lo general mujeres mayores de 50 años, son, por tanto, quienes mejor uso podrían hacer de las técnicas de RCP.

Sin duda deben idearse nuevos métodos para alcanzar a las personas con más posibilidad de presenciar una parada cardiaca. En los últimos años se han sumado otras opciones a los cursos tradicionales de RCP con el ánimo de proporcionar al mayor número de personas posible información sobre cómo actuar ante una muerte súbita. Se han ofrecido demostraciones de RCP durante partidos de baseball televisados a toda la nación y se han producido anuncios públicos para la televisión nacional. Se viene proponiendo desde hace tiempo que los familiares de los pacientes coronarios sean los primeros en estudiar las técnicas de recuperación cardiopulmonar. A pesar de esos esfuerzos encomiables y de las campañas nacionales de RCP llevadas a cabo por la Asociación del Corazón y la Cruz Roja, sólo un pequeño porcentaje de la población que probablemente haya de presenciar una parada cardiaca ha recibido el entrenamiento adecuado.

El cuerpo de bomberos de Phoenix, Arizona, adoptó en 1974 una opción que dirige la información sobre RCP a los que pueden aplicarla con más rapidez: instrucción telefónica sobre RCP a cargo de personal del servicio médico de urgencias. Quien informa de una parada cardiaca se encuentra en la mejor situación para acudir en ayuda inmediata de la víctima. Si el contestador le guía paso a paso en el procedimento de RCP mientras la ayuda médica profesional está en camino puede ahorrarse un tiempo precioso. El programa de Phoenix no ha sido objeto de análisis valorativo, pero algunos informes sugieren que se ha logrado proporcionar una guía adecuada por teléfono.

William B. Carter y sus colegas de la división de servicios médicos de urgencia del Departamento de Salud de Seattle - condado de King, han desarrollado un mensaje de instrucción sobre RCP que se transmite por teléfono a los usuarios que informan de una parada cardiaca. Todos los contestadores del condado fueron entrenados para impartir las instrucciones. El mensaje consta de dos partes: primero se le dice al usuario cómo practicar la respiración artificial; debe volver luego al teléfono para recibir instrucciones sobre la compresión torácica. El mensaje emplea un lenguaje simple y directo, diseñado para ofrecer una imagen clara de la acción que debe efectuarse.

Hasta la fecha se han estudiado más de 400 casos de RCP telefónica sin que se hayan observado efectos adversos sobre las lesiones relacionadas con la RCP (determinadas por informes médicos y de autopsia) ni sobre el impacto psicológico de quien llama (deducido de entrevistas en profundidad). Parece registrarse un efecto psicológico positivo asociado al hecho de ayudar a una víctima de parada cardiaca, independientemente del resultado final. Los programas telefónicos de RCP han recibido hace poco la aprobación por parte de la Asociación Americana del Corazón y se han establecido en otros lugares de Estados Unidos, así como en Inglaterra y los Países Bajos.

No cabe duda de que cuanto antes se inicie la RCP mayor es la probabilidad de supervivencia de la víctima. Aun así, no constituye más que una ayuda temporal; para que mejoren sus perspectivas de superviviencia la víctima precisa los cuidados, definitivos, que le puede dar el personal paramédico y los médicos. La desfibrilación es sólo uno de los componentes del tratamiento definitivo, pero probablemente el más importante; si se administra de inmediato a veces basta por sí solo para salvar la vida de la víctima. Por tanto, el aumento de la disponibilidad de desfibriladores en una comunidad puede producir un incremento espectacular de la supervivencia.

La muerte súbita asociada con fibrilación ventricular no suele darse cerca de vehículos paramédicos o en hospitales, donde se dispone de desfibriladores; suele ocurrir sobre todo en casa. No resulta factible dotar de desfibriladores convencionales los hogares de los enfermos coronarios, porque exigen la interpretación de los ritmos cardiacos, capacidad que sólo puede adquirirse mediante una preparación especial. La necesidad de esa instrucción y el peligro potencial de accidente que ofrece el desfibrilador a quien lo manipula mantienen la desfibrilación entre las técnicas reservadas al especialista.

Los desfibriladores automáticos desarrollados recientemente podrían cambiar esa situación. Su manejo resulta sencillísimo: el colaborador aplica los electrodos al pecho de la víctima y el aparato hace el resto. El desfibrila-

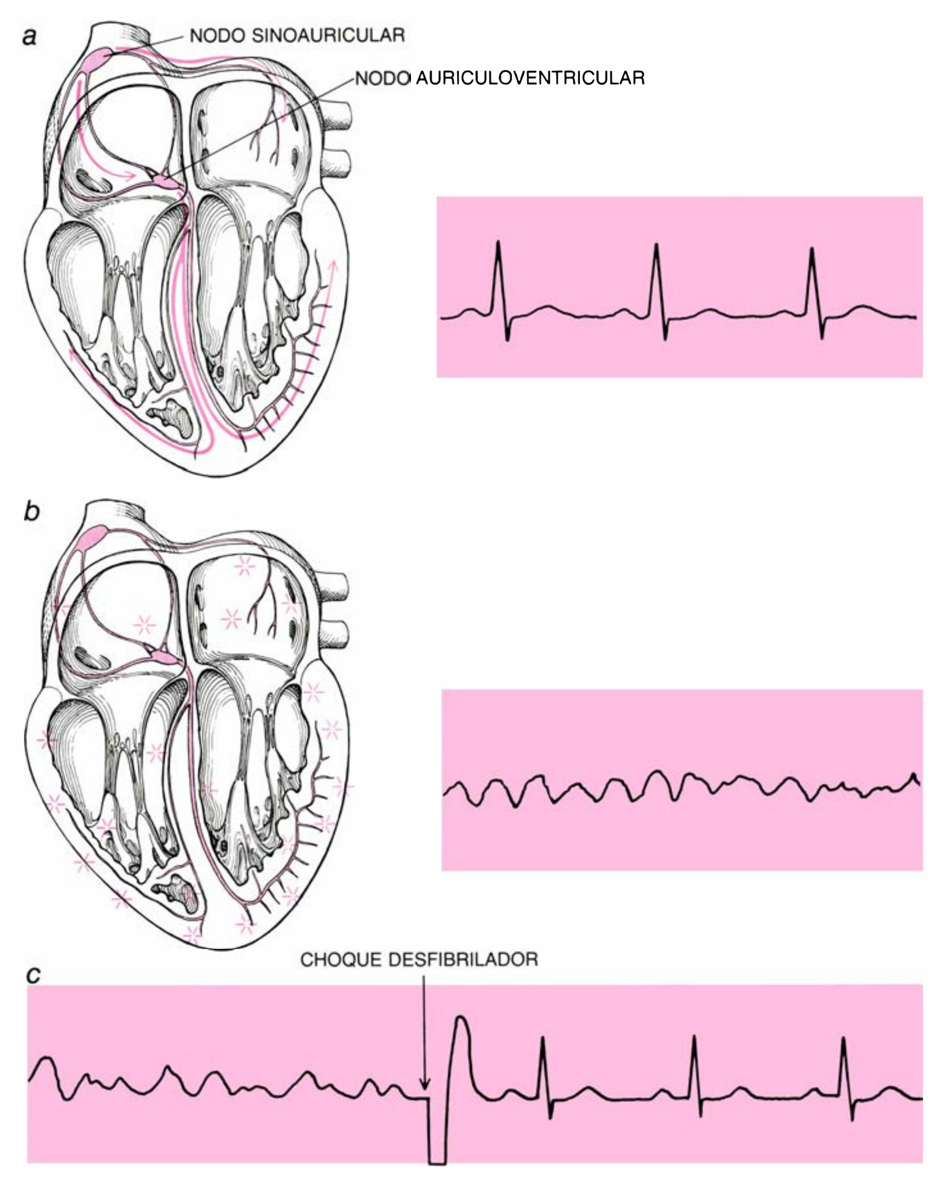
dor automático está programado para detectar y reconocer la fibrilación ventricular, cargar los condensadores con la corriente adecuada y administrar el choque desfibrilador. Por medio de mensajes emitidos por una voz artificial o mostrados en una pantalla de cristal líquido se facilita el manejo del aparato. Las esposas de potenciales víctimas pueden instruirse sobre cómo colocar los electrodos y utilizar el aparato. Algunos estudios sugieren que el dispositivo es muy eficaz: en más del 95 por ciento de los casos se identificó la fibrilación ventricular; en ningún caso se administró el choque en ausencia de fibrilación.

El suministro de desfibriladores portátiles y fáciles de manejar a todos los enfermos coronarios salvaría miles de vidas al año, pero tal opción no es realista. Su coste resulta inabordable para la mayoría de las comunidades (los aparatos cuestan de 675.000 a 1.000.000 de pesetas, aun cuando el aumento de la demanda podría abaratarlos). Además, no se beneficiarían de tal medida las víctimas potenciales de muerte súbita que no tienen conciencia de su enfermedad cardiaca.

Un enfoque más práctico sería dotar de desfibriladores automáticos ciertos lugares públicos e instruir en su uso a miembros de la comunidad. La presencia de desfibriladores en aviones y barcos, en oficinas y edificios residenciales y en establecimientos públicos aceleraría la rapidez con que la víctima recibe la desfibrilación. Sin embargo, habrá que responder a muchas preguntas para determinar la efectividad del acceso público a los desfibriladores. ¿Cuáles son los beneficios y costes estimados? ¿Quién los paga? ¿Con qué frecuencia habría que instruir a la gente en su uso? ¿Es verosímil que un profano utilice el aparato en una urgencia real?

Una última opción emplea el más breve tiempo posible en la desfibrilación: la implantación quirúrgica de desfibriladores automáticos. Mieczyslaw Mirowski y sus colaboradores, de la Facultad de Medicina de la Universidad Johns Hopkins, han desarrollado un aparato implantable que monitoriza continuamente el ritmo cardiaco, identifica la fibrilación ventricular y administra descargas desfibriladoras de baja energía, todo en 15 o 20 segundos. En 1983 se implantaron desfibriladores automáticos a más de 220 pacientes y se cuentan ya muchas resoluciones de fibrilación ventricular. Sin embargo, esa opción sólo puede recomendarse a la pequeña proporción de pacientes con riesgo reconocido de muerte inminente por fibrilación ventricular.

Son muchas las opciones de cuidados médicos de urgencia que pueden disminuir la mortalidad por ataque cardiaco, pero esos pasos suponen sólo una solución parcial al problema. La solución definitiva es la prevención de la enfermedad cardiaca. No se dispone aún de medios eficaces para combatir la aterosclerosis, la causa principal de la enfermedad cardiaca. Ayudan a ello los cambios de dieta y de estilo de vida, el aumento del ejercicio físico, el control de la hipertensión y nuevos medicamentos, pero hoy los esfuerzos deben concentrarse aún en la aceleración de la administración de tratamiento médico a las víctimas de muerte súbita. Si las técnicas de reanimación de efectividad demostrada, a saber, la RCP y la desfibrilación rápidas, gozaran de un uso más extendido, bien por parte de técnicos médicos de urgencia o por personal paramédico, o mediante otros programas de salud pública, se salvarían miles de vidas cada año.



6. FIBRILACION VENTRICULAR. **Es la arritmia más frecuentemente asociada a la muerte súbita. En circunstancias normales el impulso eléctrico que provoca la contracción de las células musculares cardiacas (*a*) parte del nodo sinoauricular, viaja al nodo auriculoventricular y desde éste se extiende simétricamente por las paredes musculares de los dos ventrículos a través de fibras nerviosas internas. Como se refleja en el espaciamiento uniforme de las pautas eléctricas regulares registradas en un electrocardiograma, las cámaras del corazón sano sufren contracciones coordinadas y rítmicas. Durante la fibrilación ventricular (*b*) parten impulsos eléctricos esporádicos de múltiples zonas del corazón. El electrocardiograma de un corazón fibrilante indica que las contracciones no están coordinadas, lo que provoca la pérdida inmediata de presión sanguínea y del pulso. La fibrilación ventricular puede interrumpirse aplicando un choque eléctrico a la pared torácica y a través del músculo cardiaco (*c*). El choque despolariza todas las células cardiacas y permite que los impulsos rítmicos naturales, procedentes de los nodos marcapasos, retomen el mando. Los aparatos modernos reconocen la forma electrocardiográfica de la fibrilación y de modo automático administran choques para contrarrestarla; con ellos, el personal profano podría aplicar esa medida de salvamento.**

Glicoesfingolípidos

La composición de esas moléculas de membrana se altera espectacularmente durante la diferenciación celular y con la aparición de un cáncer. Cabe explotar esos cambios para mejorar el diagnóstico y el tratamiento de las neoplasias

Sen-itiroh Hakomori

En 1951 una mujer de 66 años ingresó en un hospital de Charlottesville, Virginia, para que le extirparan un tumor maligno de estómago. Su grupo sanguíneo era del tipo *O*, comúnmente conocido por donante universal. Las pruebas de laboratorio demostraron, sin embargo, que en su suero había también anticuerpos capaces de reaccionar contra casi todos los tipos de células sanguíneas excepto las suyas propias. No se encontró donantes cuya sangre fuese compatible con esos anticuerpos. La operación entrañaba, por tanto, un gran riesgo, pues probablemente habría de efectuarse durante su transcurso alguna transfusión sanguínea. Para calibrar la magnitud del riesgo al que se iba a exponer se le realizó una pequeña transfusión de 25 mililitros de sangre de tipo *O*.

Como se presumía, la reacción inmunitaria de la mujer fue dramática: en su suero aumentó la concentración de anticuerpos contra la sangre del donante hasta una parte por 512. Las pruebas realizadas recomendaban que, para evitar mayores riesgos, se le extirpase sólo parte del estómago. Algo de tejido canceroso debía, por tanto, quedar en el cuerpo de la paciente. No obstante, para sorpresa y satisfacción de todos, ese tejido maligno desapareció después de la operación. La mujer vivió hasta los 88 años sin rastros de cáncer.

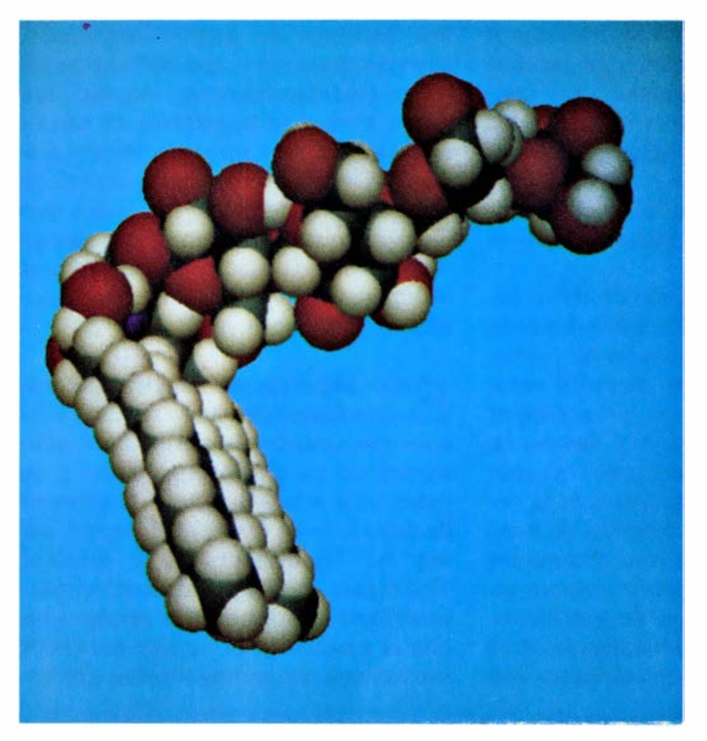
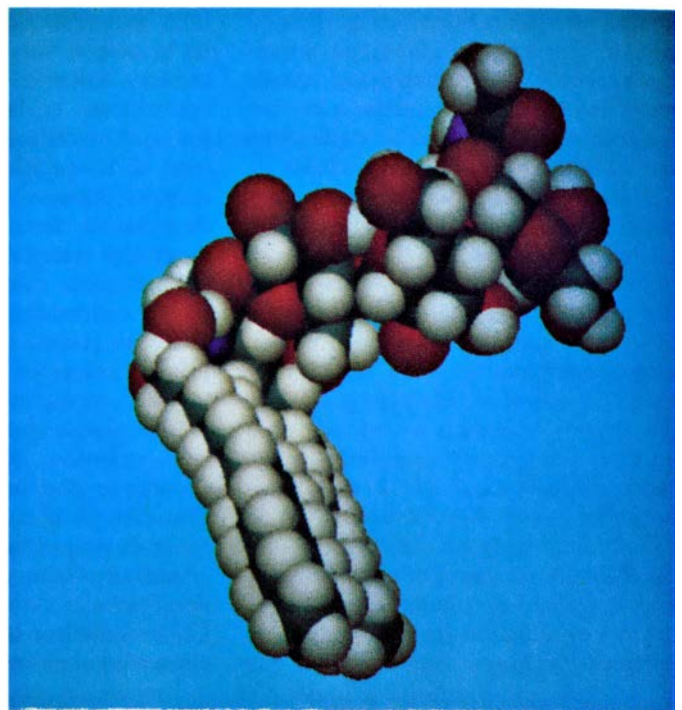
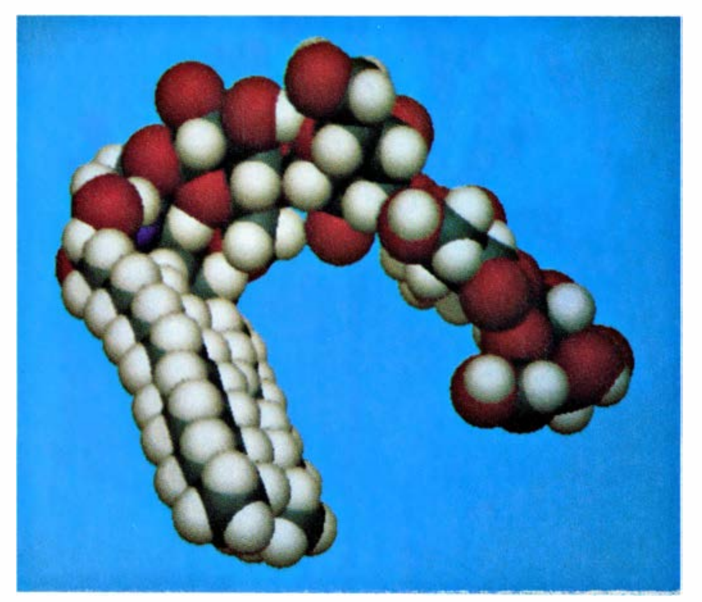
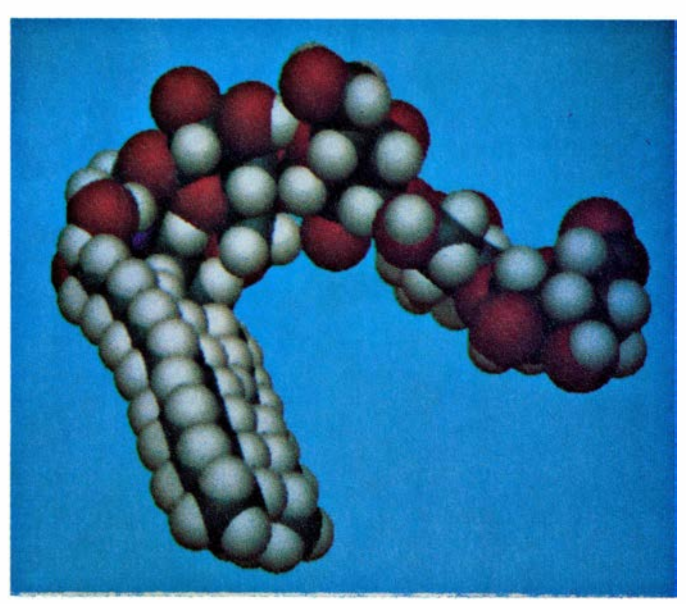
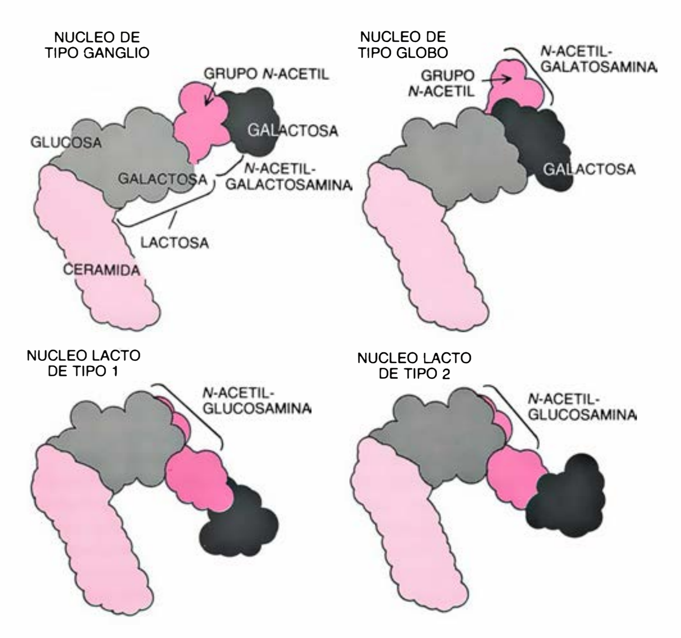
¿A qué se debió la espectacular recuperación de la mujer? Poco después de la intervención quirúrgica, los trabajos de Philip Levine, de la Fundación Ortho, sugirieron las primeras respuestas. En el examen rutinario de los grupos sanguíneos sólo se estudia el sistema *ABH*, clasificándose la sangre y los tejidos en los ya familiares tipos *O*, *A*, *B* y *AB*. Existen, sin embargo, muchos otros sistemas de grupos sanguíneos, y la expresión o supresión de varios antígenos en cada uno de esos sistemas determina un grupo sanguíneo distinto e independiente. Para uno de esos sistemas, denominado *P*, la paciente en cuestión fue el primer caso conocido cuyos tejidos normales carecían a la vez de dos marcadores inmunológicos específicos, los antígenos *P* y P_1. La falta de esos marcadores inmunológicos define un tipo raro de sangre dentro del sistema *P*; al grupo sanguíneo en cuestión se le denomina *p*. Según se ha comprobado posteriormente, sólo una de cada 100.000 personas presenta el grupo sanguíneo *p*. Cuando Levine analizó el suero de la mujer descubrió otra interesante peculiaridad: contenía anticuerpos contra los antígenos *P* y P_1, que sólo se forman en presencia de esos dos antígenos. ¿De dónde procedían? La hipótesis de Levine era que probablemente los expresara el tumor.

Treinta años después de la operación se analizó en nuestro laboratorio una muestra de tejido del tumor de aquella mujer, guardado congelado en el laboratorio de Levine. Nuestro análisis demostraba que el tejido contenía, efectivamente, dos tipos de antígenos, uno que reaccionaba contra anticuerpos anti-*P* y otro que lo hacía contra anticuerpos anti-P_1. Encontramos también que ambos antígenos pertenecían a la clase de moléculas denominadas glicoesfingolípidos, que aparecen embebidas en las membranas celulares por todo el organismo. Como su nombre indica, los glicoesfingolípidos poseen una parte lipídica (sustancia soluble en grasa) y otra de azúcar. El prefijo *esfingo* indica que la parte lipídica de la molécula es una esfingosina. Se confirmó así la primitiva conclusión de Levine, según la cual los anticuerpos del suero de la mujer los habían inducido antígenos incompatibles localizados en el tumor.

La enérgica respuesta inmunitaria de la mujer frente a la sangre del donante derivó de la presencia de anticuerpos anti-*P* y anti-P_1 en su sistema; en circunstancias normales los toleraba porque sus tejidos sanos carecían de los antígenos *P* y P_1. Con la transfusión, no obstante, recibió antígenos *P* y P_1 que estimularon la rápida producción de más anticuerpos anti-*P* y anti-P_1. La presencia masiva de anticuerpos probablemente desencadenó una compleja reacción por parte de las células del sistema inmunitario, que provocó la destrucción selectiva de las células del tumor, portadoras de los antígenos incompatibles *P* y P_1.

Se sabe desde hace algún tiempo que todas las células animales y algunas vegetales poseen glicoesfingolípidos. Pero apenas si los investigadores habían prestado atención a esas moléculas, cuya función biológica estaba lejos de conocerse. En los diez últimos años, numerosos estudios han establecido que los antígenos de los grupos sanguíneos y otros muchos que se modifican o expresan de manera anómala durante el desarrollo de tumores malignos son glicoesfingolípidos, lo que ha suscitado el interés por esos compuestos de los inmunólogos que investigan los orígenes del cáncer y, a su vez, ha generado gran cantidad de información sobre la función que desempeñan en la vida de las células, en el cáncer y en otras enfermedades.

Por encontrarse dispuestos sobre la membrana celular, los glicoesfingolípidos participan activamente en la regulación de las interacciones que suelen establecer las células normales con su medio ambiente. Así, por ejemplo, en el animal ejercen de marcadores característicos de ciertos órganos y median en los procesos de comunicación y reconocimiento entre células. Además, la expresión de los glicoesfingolípidos sobre la superficie celular cambia a medida que la célula se divide y diferencia; resultan, pues, esenciales para que el organismo crezca y se desarrolle acordemente. Según se sabe, la regulación del crecimiento la realizan, al menos, de dos maneras. Detectando la densidad de células similares en su ve-

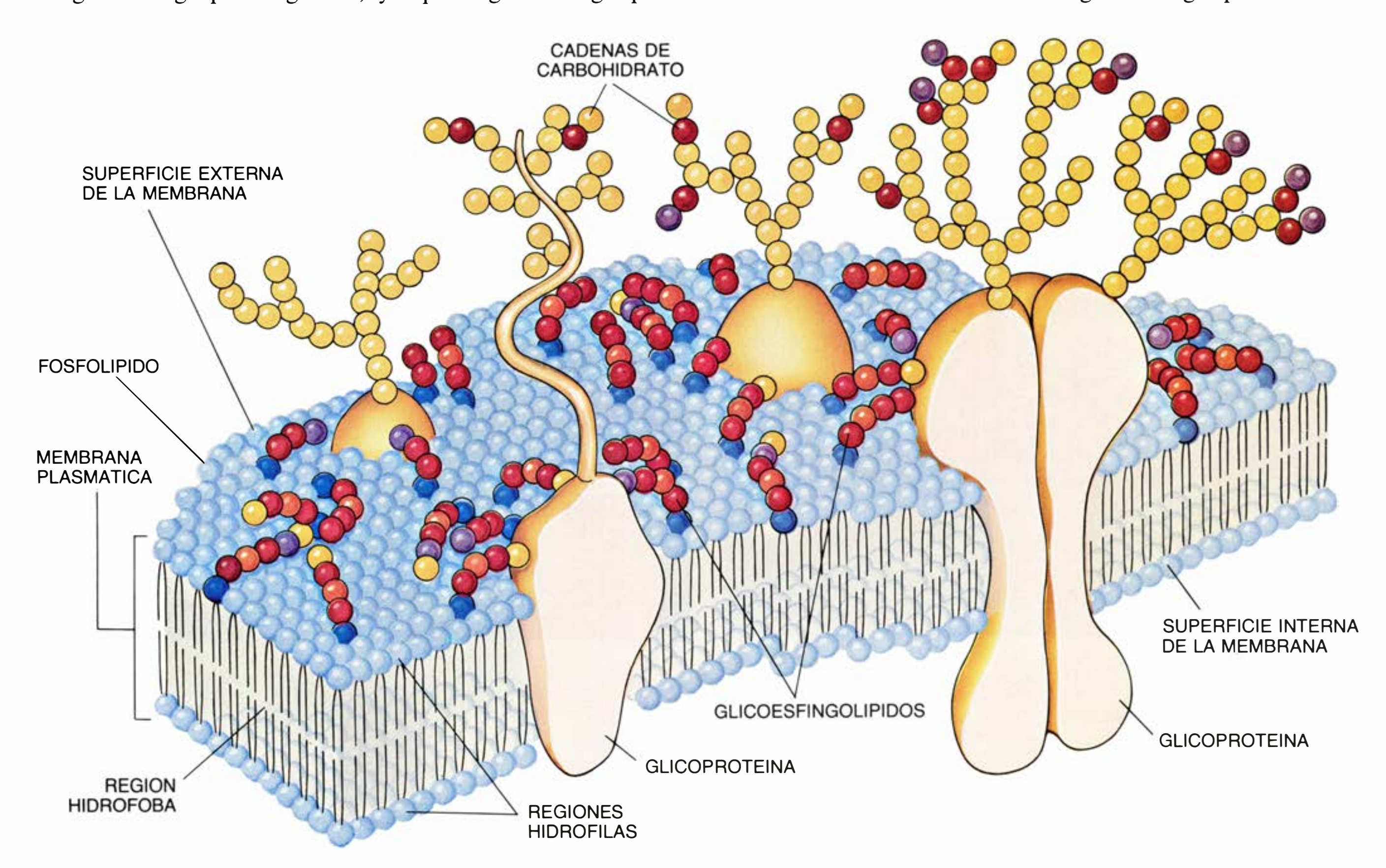
1. MODELOS MOLECULARES correspondientes a las cuatro estructuras nucleares básicas de los glicoesfingolípidos, sustancias que suelen integrarse en la membrana plasmática que recubre la célula. Todos los glicoesfingolípidos constan de una cadena de carbohidrato unida en ángulo recto al lípido ceramida. En su mayoría se ajustan a una de estas estructuras básicas, definidas por la identidad y el tipo de enlace químico de los azúcares más próximos a la ceramida. En todas estas estructuras, la ceramida aparece unida a una glucosa, y ésta a una galactosa. En los glicoesfingolípidos de la serie ganglio (*arriba, a la izquierda*) la cadena se continúa en el azúcar *N*-acetilgalactosamina, al cual se enlaza otra molécula de galactosa. Las dos galactosas llevan unido un azúcar, el ácido siálico, no mostrado aquí. En la serie globo, la cadena inicial glucosa-galactosa se continúa en otra galactosa y una *N*-acetilgalactosamina (*arriba, a la derecha*). En la serie lacto, por el contrario, la cadena inicial se prolonga en el azúcar *N*-acetilglucosamina y una galactosa. Según la posición que adopte el último enlace, las moléculas de la serie lacto se subclasifican en moléculas de tipo 1 (*abajo, a la izquierda*) y de tipo 2 (*abajo, a la derecha*). Los glicoesfingolípidos de la serie lacto pueden alargarse y ramificarse; entre la gran variedad de moléculas a que dan lugar se cuentan los antígenos de los grupos sanguíneos del importante sistema *ABH*. Los modelos se muestran en esta figura en su conformación de mínima energía. Los elaboraron Steven B. Levery, del laboratorio del autor, y Ronald E. Stenkamp y Keith D. Watenpaugh, de la Universidad de Washington.

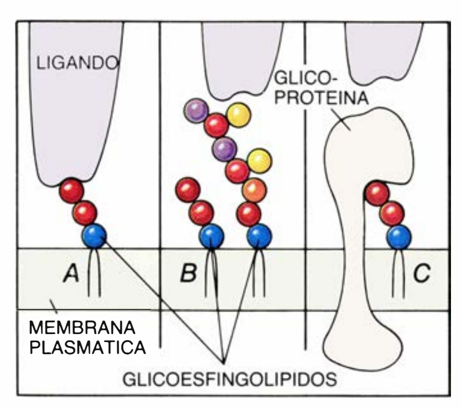
cindad estimulan o inhiben la división celular. Por su interacción con proteínas receptoras de la superficie celular bloquean la respuesta celular a los factores de crecimiento que se encuentren en el medio que rodea a las células.

Dada la omnipresencia e importancia de las funciones reguladoras de los glicoesfingolípidos, no sorprende su implicación en numerosas enfermedades graves. Según parece, constituyen el sitio de infección de varios tipos de virus y bacterias. Su papel en el cáncer lo ilustra el caso de la mujer portadora del grupo sanguíneo *p*: los tipos de antígenos de grupos sanguíneos expresados sobre la superficie de las células normales y las poblaciones relativas de cada tipo de antígeno cambian durante el desarrollo de los tumores malignos. Hay que tener en cuenta, no obstante, que no es del todo correcto hablar de antígeno de grupo sanguíneo, ya que tales antígenos no sólo se encuentran en la sangre, sino también en muchos tejidos. Además, alcanzan altas concentraciones en la superficie de todos los tipos de células epiteliales, que forman el revestimiento mucoso de numerosos órganos. Más del 90 por ciento de todos los cánceres humanos derivan de células epiteliales.

La reciente comprobación de la naturaleza glicoesfingolipídica de los antígenos de grupos sanguíneos ha permitido establecer un nexo de unión entre la poderosa metodología inmunológica y un conjunto importante y diverso de conocimientos bioquímicos. Consecuencia de esas interacciones es la verificación de que los cambios de antígenos de grupos sanguíneos observados cuando se origina un cáncer pueden generalizarse a otro tipo de moléculas. Los bioquímicos han identificado otros glicoesfingolípidos no relacionados con los antígenos de grupos sanguíneos, cuya composición y metabolismo se alteran espectacularmente cuando una célula normal se transforma en cancerosa por distintos agentes víricos y químicos. Los análisis inmunoquímicos de los glicoesfingolípidos tumorales demuestran que muchos antígenos asociados a procesos cancerosos son formas de antígenos de grupos sanguíneos modificadas químicamente.

Esos importantes descubrimientos experimentales han avivado el interés por conocer la estructura fundamental de los glicoesfingolípidos y su papel en la vida de la célula. El primero de éstos lo halló, en 1874, Johann Ludwig W. Thudichum, en el cerebro. Thudichum lo denominó cerebrósido. Investigadores posteriores encontraron que el cerebro y los tejidos nerviosos son ricos en glicoesfingolípidos. De he-





2. MEMBRANA PLASMATICA, la envoltura externa de la célula. Se representa en el esquema como una bicapa formada básicamente por moléculas de fosfolípidos. Las de glicoesfingolípidos, presentadas como ristras de bolas de color, correspondientes a diversos azúcares, se sitúan en la capa externa de la membrana. Los azúcares hidrófilos se disponen sobre la superficie de la membrana, en el medio acuoso que rodea la célula. En perpendicular queda la región hidrófoba de la molécula, la ceramida, que ancla la estructura entera en la bicapa. La membrana aloja igualmente otras muchas moléculas, así glicoproteínas, otros tipos de glicolípidos y colesterol (no mostradas aquí). La porción periférica de la cadena de carbohidrato de los glicoesfingolípidos puede presentar la misma estructura que la parte periférica de la cadena de carbohidrato que se encuentra unida a las glicoproteínas. El color señala esas similitudes. El diagrama de la izquierda muestra los efectos de las interacciones que se establecen entre glicoesfingolípidos y otras moléculas de la superficie celular. Los glicoesfingolípidos cuyas cadenas de carbohidratos quedan expuestas en la superficie pueden actuar de receptores de ligandos que se unen a la célula (*a*). También pueden asociarse a otros glicoesfingolípidos (*b*) o a proteínas de membrana (*c*). En los últimos dos casos, parte de la cadena de carbohidrato puede quedar inaccesible a posibles ligandos; se habla entonces de glicoesfingolípidos crípticos.

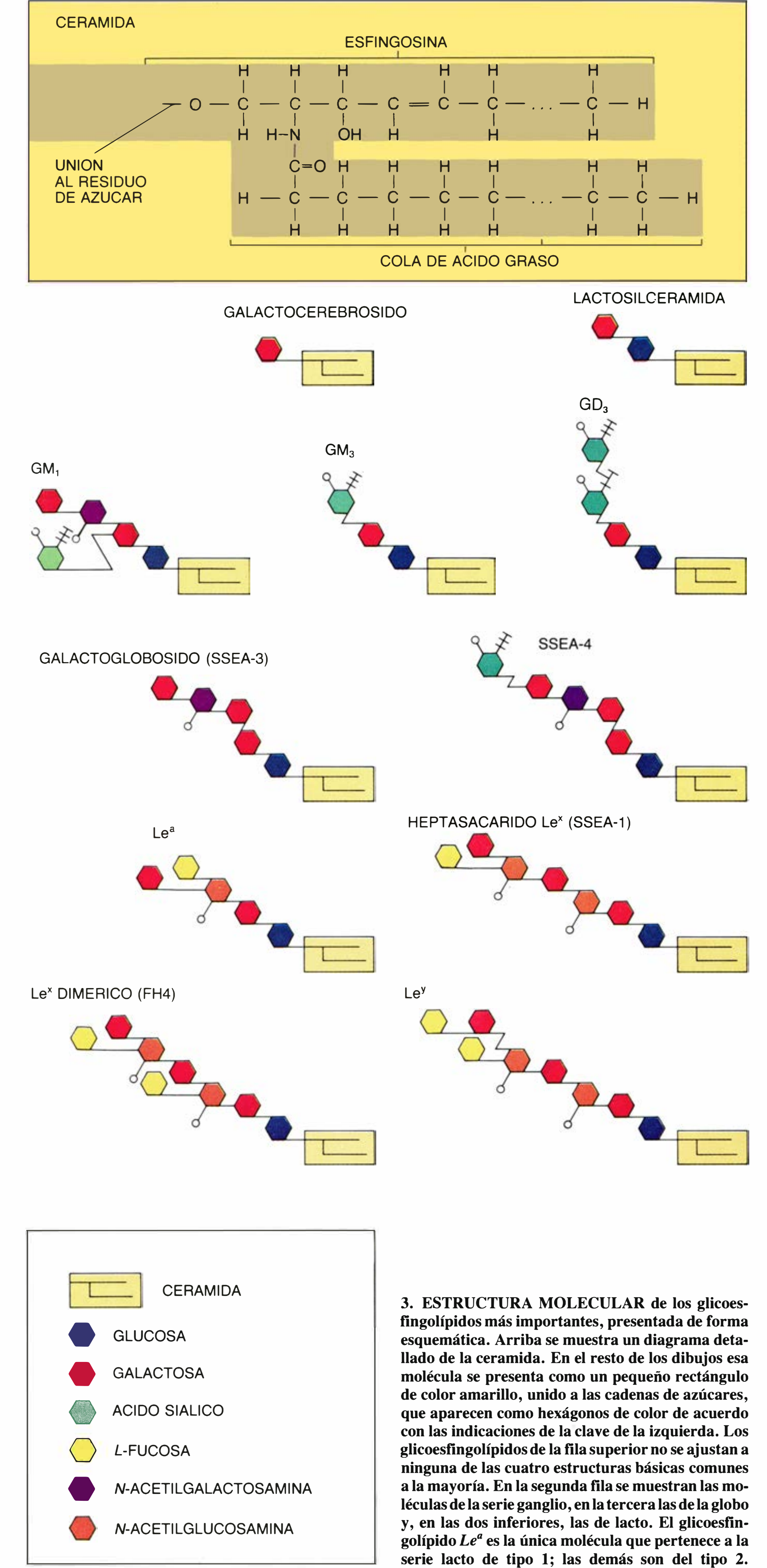
cho, durante muchos años los principales estudios sobre esos compuestos los realizaron neurobiólogos y neuroquímicos. Pese al volumen de trabajos acumulados desde entonces, el romántico prefijo de *esfingo*, introducido por Thudichum, no ha perdido validez. En la mitología griega, la monstruosa Esfinge, parte mujer y parte león alado, aterrorizó la ciudad de Tebas, devorando a todo aquel infeliz que no acertara a resolver sus enigmas. La función de muchos glicoesfingolípidos en las estructuras neuronales sigue constituyendo un enigma.

Se conoce desde hace tiempo la estructura molecular de los glicoesfingolípidos. La morfología de la molécula recuerda una L: uno de los brazos lo forma una cadena de carbohidrato, esto es, de residuos de azúcar. El otro es un lípido denominado ceramida [*véase la figura 3*]. Los dos brazos de la L constituyen, pues, dos componentes distintos. La cadena de carbohidrato es hidrófila, e interactúa con el medio acuoso que rodea a la célula. El segundo componente, la ceramida, es hidrófobo, y tiende por tanto a repeler las moléculas de agua de la vecindad.

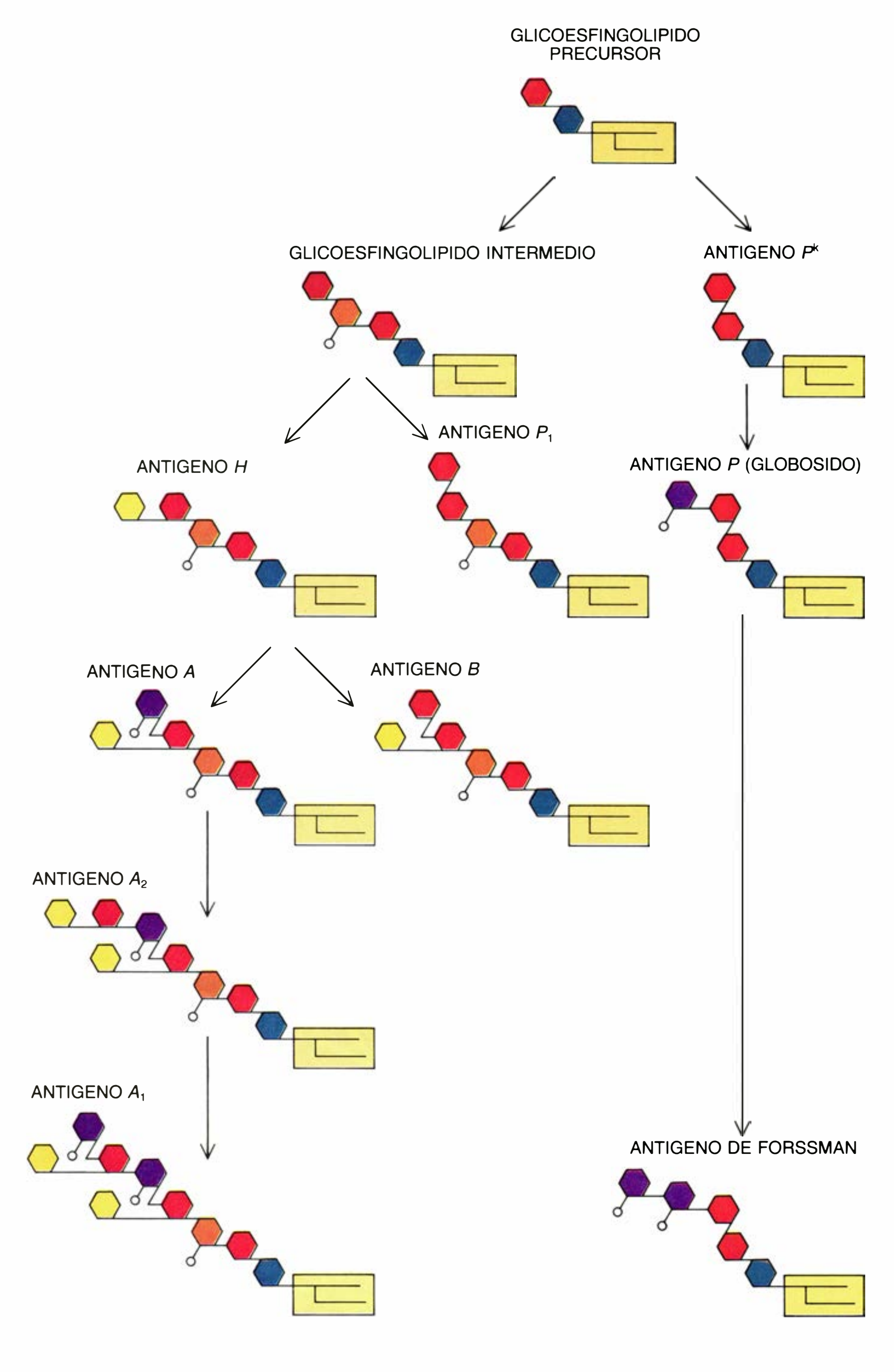
Tanto la ceramida como la cadena de carbohidrato presentan gran variabilidad estructural. Se conocen hasta 130 variedades de glicoesfingolípidos; de ellas, unas 40 corresponden a la estructura denominada ganglio, 10 a la estructura globo y 60 a la lacto, según la secuencia de azúcares que compongan la cadena de carbohidrato y la naturaleza de los enlaces que unan los azúcares [*véase la figura 1*]. El resto de los glicoesfingolípidos permanece sin clasificar. Es limitado el número de combinaciones que se pueden dar entre los componentes de un glicoesfingolípido, pues ciertas estructuras de carbohidratos se unen preferentemente a determinadas ceramidas, según se encuentren en unas células y tejidos u otros.

A menudo, la misma secuencia de azúcares que hay en la estructura lacto (pero no en las ganglio o globo) aparece unida a proteínas. Dado que la especificidad antigénica suele depender de la secuencia del azúcar, y no del sustrato de ceramida o proteína al que vaya unido, los anticuerpos de los antígenos que constituyen los grupos sanguíneos pueden también reconocer ciertas glicoproteínas. El reconocimiento de las cadenas de azúcares presentes en las glicoproteínas explica la presencia de antígenos de los grupos sanguíneos en los revestimientos mucosos, así como en las secreciones.

Los gangliósidos, clase importante de glicoesfingolípidos descubierta en



3. ESTRUCTURA MOLECULAR de los glicoesfingolípidos más importantes, presentada de forma esquemática. Arriba se muestra un diagrama detallado de la ceramida. En el resto de los dibujos esa molécula se presenta como un pequeño rectángulo de color amarillo, unido a las cadenas de azúcares, que aparecen como hexágonos de color de acuerdo con las indicaciones de la clave de la izquierda. Los glicoesfingolípidos de la fila superior no se ajustan a ninguna de las cuatro estructuras básicas comunes a la mayoría. En la segunda fila se muestran las moléculas de la serie ganglio, en la tercera las de la globo y, en las dos inferiores, las de lacto. El glicoesfingolípido *Le^a* es la única molécula que pertenece a la serie lacto de tipo 1; las demás son del tipo 2.



4. ANTIGENOS DE LOS GRUPOS SANGUINEOS, de importancia clínica fundamental en relación con los problemas de compatibilidad de sangre y tejidos. También son glicoesfingolípidos. El diagrama muestra las interrelaciones químicas y estructurales de dos sistemas de grupos sanguíneos. Los colores utilizados responden también a la clave de la figura 3. El sistema mejor conocido es el *ABH*, aunque la molécula precursora de todos los antígenos que pertenecen a ese sistema es la misma que la del sistema *P* (*arriba*). Todas las células pueden clasificarse de acuerdo con cada uno de esos sistemas. En el sistema *ABH*, las células de tipo *O* presentan una molécula precursora intermedia y el antígeno *H*. Además, las células de tipo *A* y *B* presentan los antígenos *A* y *B*, respectivamente. Las células de tipo *AB* ofrecen los cuatro antígenos. En algunas personas de tipo *A* ese antígeno presenta una forma más larga, que se conoce como A_1. En otras, las de tipo A_2, la cadena no se alarga tanto. Las estructuras de los antígenos A_1 y A_2 las determinaron Henrik Clausen y Levery, del laboratorio del autor. En el sistema *P*, las raras células del tipo P^k sólo expresan el tipo *O* presentan una molécula precursora intermedia y el antígeno *H*. Además, las células de tipo *A* y *B* presentan los antígenos *A* y *B*, respectivamente. Las células de tipo *AB* ofrecen los cuatro antígenos. En P_1. Donald M. Marcus, de la Facultad de Medicina Baylor, resolvió la estructura del sistema *P*. Aproximadamente una de cada cinco personas lleva en sus tejidos el antígeno Forssman, que deriva del globósido.

1936 por Ernst Klenk, ilustran ese tipo de distribución de los glicoesfingolípidos en función del tejido. Klenk sólo encontró gangliósidos en el cerebro, si bien posteriormente otros investigadores los han hallado también en las membranas celulares de todos los tejidos. Los gangliósidos se caracterizan por poseer en sus cadenas de carbohidratos un azúcar acídico, el ácido siálico. Ciertas membranas de las neuronas son particularmente ricas en gangliósidos que contienen más de un tipo de ácido siálico en sus cadenas de carbohidratos. Sus patrones de distribución difieren de unas células a otras y de unas especies a otras, como ya sugiriera Tamio Yamakawa, de la Universidad de Tokyo, en 1952.

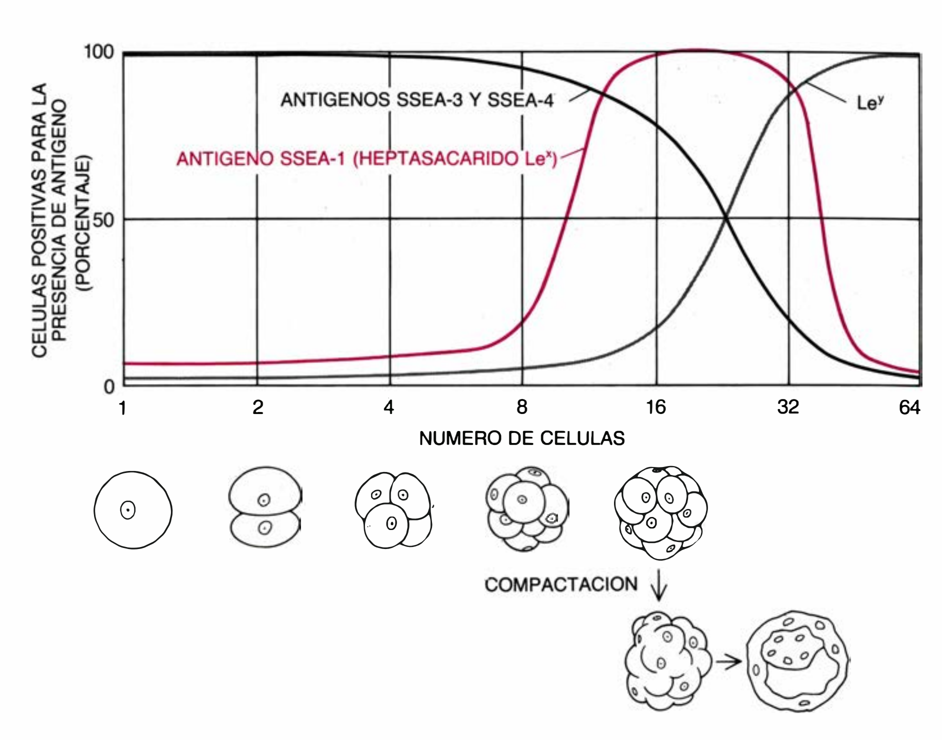
La inclusión de las moléculas de glicoesfingolípidos en las membranas celulares resulta favorecida desde el punto de vista energético. Y la mayoría lo está. La membrana celular viene a ser (según un modelo simple) una bicapa formada principalmente por fosfolípidos y colesterol. La molécula de fosfolípido, como el glicoesfingolípido, posee una cabeza hidrófila y dos colas hidrófobas compuestas por hidrocarburos. En un recipiente lleno de agua, las moléculas de fosfolípidos y de colesterol forman espontáneamente una vesícula esférica cuyo espesor equivale a dos capas de moléculas. Los grupos hidrófilos de la capa interna se disponen mirando hacia el agua del interior de la vesícula y, los de la capa externa, hacia el agua situada fuera de la vesícula. Las colas hidrófobas de las dos capas de moléculas que forman la superficie de la vesícula no quedan, por tanto, en contacto con el agua.

Las membranas celulares presentan ese mismo tipo de organización general que las moléculas de fosfolípidos. La matriz de fosfolípido y colesterol puede, no obstante, contener otras muchas sustancias, fundamentalmente moléculas de proteína y glicoesfingolípidos. En general, la membrana plasmática que reviste la superficie celular es mucho más rica en glicoesfingolípidos que las membranas de los orgánulos intracelulares. Además, los glicoesfingolípidos de la membrana plasmática parecen localizarse exclusivamente en la parte externa de la bicapa. Las dos colas de hidrocarburos de la ceramida se anclan en el interior hidrófobo de la membrana y le confieren rigidez estructural. La cadena de carbohidrato se sitúa en el exterior de la superficie celular, casi en perpendicular a las co-

las de hidrocarburo. Tal disposición expone las moléculas a las sustancias extracelulares, a menos que las oculten proteínas u otros glicoesfingolípidos alojados en las inmediaciones.

Una de las consecuencias más importantes que se derivan de la naturaleza glicoesfingolipídica de los antígenos de los grupos sanguíneos es que son productos génicos secundarios. En otras palabras, su estructura no la determina el ADN igual que determina la secuencia de aminoácidos de una proteína. La síntesis de un glicoesfingolípido contempla una serie de reacciones, catalizadas por las enzimas glicosiltransferasas.

Tales enzimas determinan, en la membrana, la secuencia del azúcar. Reconocen secuencialmente un nucleótido de azúcar, la molécula que dona el azúcar, así como un sustrato precursor, al que se transfiere el residuo. Las únicas moléculas que participan en el proceso cuyas estructuras se transcriben directamente a partir del ADN son las enzimas glicosiltransferasas. Saul Roseman, de la Universidad Johns Hopkins, propuso que la síntesis de gangliósidos seguía ese mecanismo.



5. PATRON DE APARICION y desaparición de algunos antígenos glicoesfingolípidos, en función del estadio de preimplantación del embrión de ratón. El antígeno *SSEA-1* aparece en el estadio de 8 a 32 células; su concentración desciende rápidamente tras agruparse las células en el estadio denominado de compactación (*línea de color*). Según disminuye el nivel de *SSEA-1*, aumenta el del antígeno *Le^y* (*curva gris*), de características químicas muy similares a las del *SSEA-1*, pues posee una fucosa adicional en la galactosa terminal. Los antígenos *SSEA-3* y *SSEA-4* presentan un alto nivel de expresión hasta la fase temprana de la compactación, desapareciendo, casi, en el estadio de 32 células (*línea negra*). Los glicoesfingolípidos mencionados quizás intervengan en la regulación del reconocimiento intercelular y el crecimiento de los tejidos.

La síntesis de glicoesfingolípidos está sujeta a dos tipos de control. El primero es común a la síntesis de muchas otras enzimas: la transcripción de la secuencia de bases del ADN y su traducción en las correspondientes enzimas puede acelerarse o reprimirse activando o inhibiendo secuencias especiales de ADN, los promotores, secuencias exaltadoras. O bien, puede alterarse con gran rapidez la actividad de las glicosiltransferasas en las membranas por medio de pequeñas modificaciones químicas de moléculas de enzimas ya existentes. Tales modificaciones influyen tanto en la distribución de las enzimas por las membranas como en las interacciones que establezcan con los sustratos allí presentes. Es más, la expresión de los glicoesfingolípidos en la superficie de las membranas celulares no sólo depende de su tasa de síntesis, sino también de su organización y de la que adopten otras moléculas de membrana. Su accesibilidad a los anticuerpos u otras sustancias externas puede verse afectada por la proximidad que guarden con otras moléculas [*véase la figura 2*].

La existencia de más de un mecanismo de control de la expresión de los glicoesfingolípidos determina que su concentración sobre la superficie celular resulte mucho más sensible a los cambios del medio ambiente, por pequeños que sean, que, por ejemplo, la concentración de una proteína. Los rápidos cambios de la expresión de los glicoesfingolípidos podrían derivar de una regulación coordinada de los genes que determinan las enzimas implicadas en su síntesis, de la competencia entre varias enzimas por su sustrato o de un cambio de orientación y exposición de los antígenos glicoesfingolipídicos que se hallen ya sobre la superficie celular. En mi laboratorio, y en otros, se ha comprobado recientemente que durante el desarrollo embrionario ciertos glicoesfingolípidos se exhiben en algunos tipos celulares durante muy breve tiempo. Sugieren esos hallazgos que los glicoesfingolípidos guardan una estrecha relación con los mecanismos de crecimiento y diferenciación celular. A las células, que han de enfrentarse ante los continuos cambios que se dan durante el desarrollo, les debe resultar más eficaz alterar glicoesfingolípidos que proteínas.

Según parece, los glicoesfingolípidos influyen sobre la célula y su crecimiento de dos formas principales. Modulan las funciones de algunas de las proteínas que residen en la membrana plasmática y actúan, junto con las proteínas, como marcadores de superficie, necesarios para mantener una adecuada comunicación intercelular. Los primeros indicios de que los glicoesfingolípidos intervenían en el funcionamiento de las proteínas de membrana se obtuvieron tras comprobarse que ambos tipos moleculares se encontraban estrechamente asociados en las membranas. Tal proximidad quedó demostrada en los estudios de Clifford Lingwood, de mi laboratorio, y en los de Tae Hwa Ji, de la Universidad de Wyoming. Ranwel Caputto y sus colaboradores, de la Universidad Católica de Córdoba, Argentina, encontraron que los glicoesfingolípidos del cerebro activaban la ATPasa, proteína que libera la energía necesaria para la transmisión de mensajes por los nervios.

Las proteínas receptoras, incrustadas en la membrana plasmática, constituyen a menudo uno de los eslabones fundamentales de la compleja secuencia de acontecimientos previos a la mitosis, que así se llama el proceso de división de las células somáticas. Estudios recientes realizados por Eric Bremer, de mi laboratorio, en colaboración con Daniel F. Bowen-Pope, Elaine W. Raines y Russel Ross, de la Universidad de Washington, indican claramente que ciertos glicoesfingolí-

pidos pueden romper ese eslabón e inhibir el crecimiento celular.

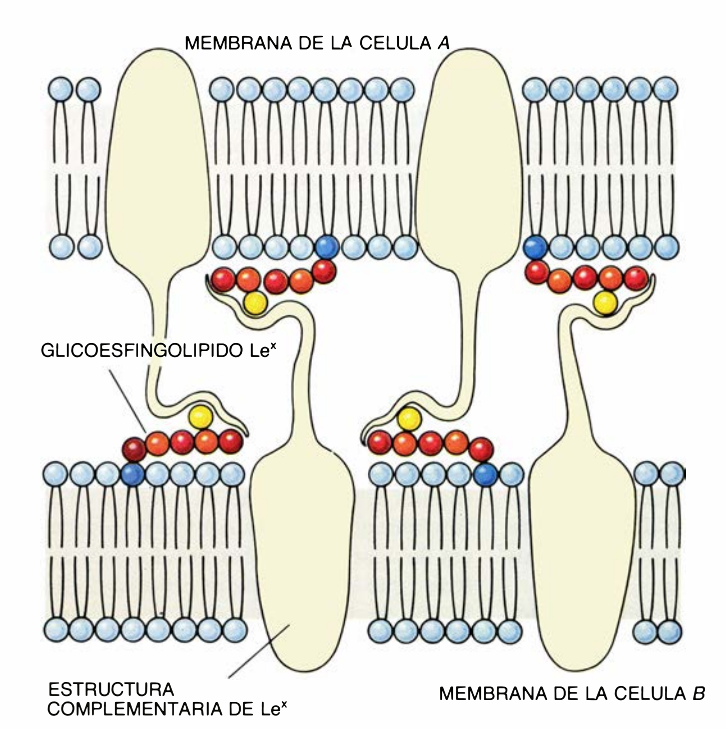
En circunstancias normales, para que las células animales sufran mitosis se requiere la presencia de ciertas hormonas extracelulares específicas, denominadas factores de crecimiento, que se unen a proteínas receptoras específicas en determinados puntos de la parte externa de la membrana plasmática. Las proteínas receptoras son macromoléculas alojadas en la membrana; parte de la molécula queda en el interior de la célula y parte en el exterior. La porción citoplasmática es en realidad una enzima, cuya misión consiste en catalizar la adición de grupos fosfato a diveras proteínas del citoplasma, incluido el propio receptor. Por lo que se ve, cuando el factor de crecimiento se une al receptor, la enzima asociada con su porción citoplasmática se activa e induce la incorporación de un grupo fosfato en el receptor, acción que parece instarle un cambio conformacional; ese tipo de alteraciones permite la agrupación de los receptores en la superficie de la membrana. Los receptores, y los factores de crecimiento que llevan unidos, penetran, a continuación, en la célula.

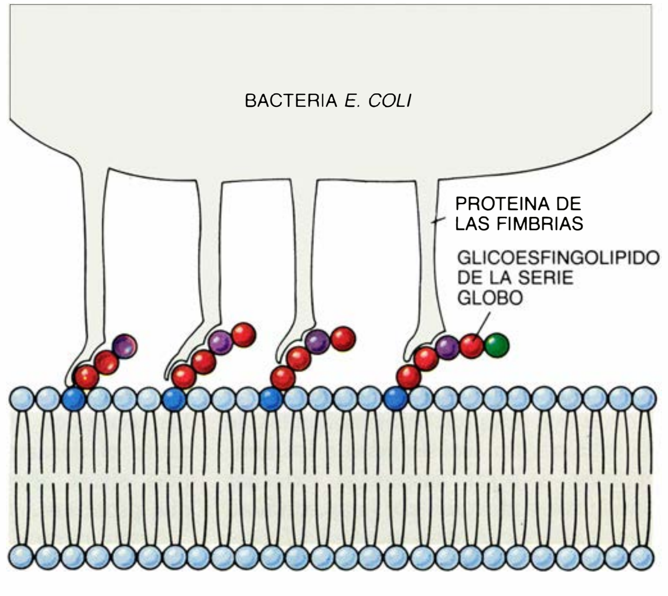
Cuando se añaden los glicoesfingolípidos GM_1 o GM_3 a células cultivadas en presencia de factores de crecimiento, queda bloqueada la proliferación celular. Es más, las proteínas receptoras de las membranas de las células cuya proliferación se inhibe ante GM_1 o GM_3 no tienen el grupo fosfato, efecto que parece específico de GM_1 y GM_3; ningún otro glicoesfingolípido provoca esos resultados. Razonamos, en consecuencia, que el funcionamiento del receptor es sensible a los glicoesfingolípidos que le rodean. Merece señalarse que, cuando las células sufren transformación por virus tumorígenos, las correspondientes células tumorales presentan un contenido más bajo de GM_3 en algunos tipos de tumor y de GM_1 en otros. Las reducciones pueden correlacionarse con una pérdida del control sobre el desarrollo celular ejercido por los glicoesfingolípidos.

No debe concluirse, sin embargo, que los glicoesfingolípidos estén siempre asociados con la inhibición del crecimiento y la diferenciación celular. Estudios realizados por Yoshitaka Nagai y sus colaboradores, de la Universidad de Tokyo, indican que la adición de otro glicoesfingolípido, el llamado GQ_{1b}, a neuronas tumorales embrionarias induce la formación de células nerviosas maduras, además de otros muchos cambios. Más recientemente, Masaki Saito, Hisao Nojiri y sus colaboradores, de la Universidad japonesa de Jichi, han observado que cuando ciertas células de leucemia de ratón se incuban con GM_3 se diferencian en macrófagos.

Además del papel que desempeñan en la regulación de proteínas, a los glicoesfingolípidos les corresponden ciertas funciones celulares propias. La más importante es la de acuñar diferencias, en el nivel celular, entre las especies, entre los individuos de una misma especie e incluso entre células de un mismo individuo. Los antígenos de grupos sanguíneos constituyen un buen ejemplo de la variación de los glicoesfingolípidos entre individuos de la población humana.

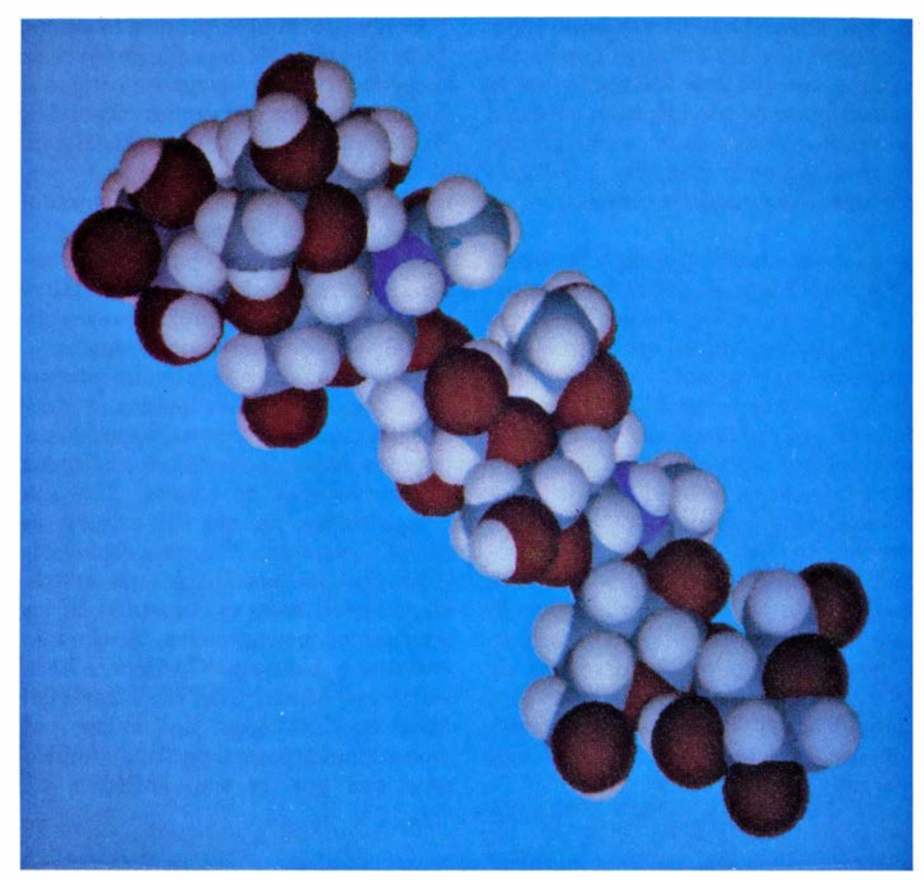
En los últimos años ha despertado gran interés el estudio de los cambios que sufren los marcadores glicoesfingolípidos, durante el desarrollo celular normal y durante el canceroso. Es el caso, por ejemplo, del antígeno *SSEA-1* (por *s*tage-*s*pecific *e*mbryonic *a*ntigen), descubierto por Davor Solter y Barbara B. Knowles, del Instituto Wistar de Anatomía y Biología de Philadelphia. Para detectar la presencia de ese antígeno se utilizan anticuerpos específicos contra él. Se comprueba así que no está en el óvulo fecundado, el huevo, aunque a veces se le detecta entre la tercera y quinta división celular, es decir, en embriones formados por 8 o 32 células. En ese estadio, las células del embrión sufren el denominado proceso de compactación, durante el cual se adhieren fuertemente unas a otras para maximizar sus contactos intercelulares. Superado el proceso, la concentración de *SSEA-1* desciende rápidamente.

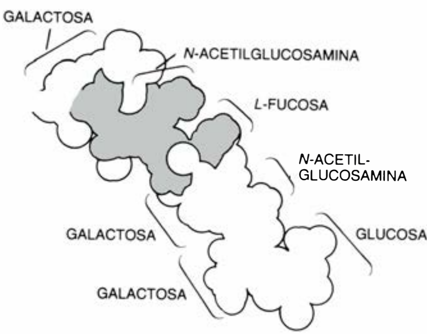




6. RECONOCIMIENTO INTERCELULAR, esquematizado en dos supuestos, según parece que se desarrolla entre dos células animales y entre una bacteria y una célula hospedadora. Las proteínas de membrana de las dos células animales (*izquierda*) reconocen la estructura del antígeno *SSEA-1* alojado en la superficie de la célula contraria. Tal reconocimiento es típico de los embriones de 8 a 32 células, no implantados aún. Las proteínas de las fimbrias de una bacteria *Escherichia coli* patógena (*derecha*) reconocen los azúcares internos de los glicoesfingolípidos de la serie globo presentes en una célula hospedadora y los utilizan como sitios de infección. Los azúcares de los glicoesfingolípidos se han coloreado de acuerdo con la clave de la figura 3. (Dibujos de Hank Iken.)

Reiji Kannagi, Steven B. Levery y Edward Nudelman, de mi laboratorio, y Ten Feizi y sus colaboradores, del Centro de Investigadores Clínicas del Consejo británico de Investigaciones Médicas (MRC) en Harrow, Inglaterra, han identificado la estructura química del *SSEA-1*. Se trata de una cadena de carbohidrato, Le^x, situada en un glicoesfingolípido o en una glicoproteína. Bruce Fenderson y Uri Zehavi, de mi laboratorio, y Susan J. Kimber y sus colaboradores, del Laboratorio de Biología Molecular del Consejo de Investigaciones Médicas en Carshalton, Inglaterra, han encontrado que cuando se añade Le^x o su estructura conjugada a embriones, se inhibe la compactación en el estadio de 16 a 32 células. Presumiblemente, la presencia de la estructura Le^x en una célula le permite "percibir" la cercanía de otras células. Al añadir Le^x se entorpece el complejo proceso de adhesión celular, basado probablemente en una afinidad específica entre Le^x y sus receptores superficiales. La compactación seguirá la pauta apropiada al descender el nivel de Le^x después del estadio de 32 células.





7. ANTIGENO *FH4*, cuya presencia está asociada con un tumor, representado aquí por un modelo generado por ordenador. En el dibujo de la izquierda el área sombreada corresponde a la región hidrófoba de la molécula, que quizás interactúe con los anticuerpos. El antígeno *FH4* ha resultado ser la forma dimérica del glicoesfingolípido Le^x, y presenta un elevado nivel de expresión en cánceres humanos derivados de células gastrointestinales. El modelo (*arriba*) es obra de Levery, Stenkamp y Watenpaugh.

Según parece, muchas toxinas bacterianas, así como organismos víricos y microbianos, explotan esa capacidad de los glicoesfingolípidos de mediar en las interacciones entre las células y su medio ambiente. Las primeras pruebas que indicaban que los gangliósidos interactuaban con la toxina del tétanos las obtuvo, hace unos 30 años, William E. van Heyningen, de la Universidad de Oxford. Estudios posteriores sugieren que el gangliósido GM_1 es el receptor específico de la toxina del tétanos y también de la del cólera. Esta última no invade la célula, sino que actúa sobre la membrana, restándole impermeabilidad al agua y a los electrolitos hidrosolubles de la célula. Gracias a los trabajos de van Heyningen se ha avivado el interés por determinar si nuevos glicoesfingolípidos actúan también de receptores de otras toxinas y factores bioactivos. Algunos investigadores han demostrado que los gangliósidos interactúan (aunque no necesariamente como receptores) con muchas sustancias de importancia biológica, como la toxina del botulismo, interferón, interleuquinas, serotonina, hormonas y virus Sendai.

Recientemente, varios grupos de investigadores han obtenido pruebas de que ciertos glicoesfingolípidos específicos de la superficie de una célula hospedadora interactúan con proteínas de parásitos víricos y bacterianos. Investigadores de Finlandia y Suecia han descubierto que ciertas estirpes de la bacteria *Escherichia coli* que producen pielonefritis, una infección de las vías urinarias y riñones, presentan en su superficie unas estructuras fibrilares finas: fimbrias. Las proteínas de las fimbrias interactúan con el glicoesfingolípido globósido y con sus precursores químicos. Probablemente constituya esa interacción el primer paso de la infección de la célula hospedadora.

En un estudio reciente, Karl-Anders Karlson y sus colaboradores, de la Universidad de Goteborg, marcaron radiactivamente la bacteria *E. coli* causante de las infecciones urinarias. Investigaron entonces las interacciones que se establecían entre esas bacterias y un grupo de glicoesfingolípidos que habían separado en una capa fina de gel de sílice. De los 32 glicoesfingolípidos ensayados, los únicos que se unían a las bacterias eran los portadores de cierta cadena de tres azúcares empalmada a la ceramida de la molécula. Si a esa cadena de tres azúcares se le añadían otras cadenas de azúcares dispuestos de forma arbitraria, las bacterias no se unían. Sugieren esos experimentos que las proteínas de superficie de las bacterias son capaces de reconocer breves secuencias internas de azúcares que podrían exhibir una gama amplia de glicoesfingolípidos de la célula hospedadora.

Con las técnicas de Karlson se han fijado también los puntos de unión de ciertos tipos de bacterias de la "flora intestinal" normal del tubo digestivo. Se trata de bacterias inofensivas y beneficiosas para el hospedador, pues inhiben el crecimiento de las patógenas. Así, por ejemplo, las propionibacterias, comunes en el intestino, poseen una proteína de superficie capaz de unirse a un glicoesfingolípido muy común: la lactosilceramida. La estructura de carbohidrato de la lactosilceramida es el precursor químico de la mayoría

de los glicoesfingolípidos conocidos. De hecho, los dos azúcares que se enlazan al componente ceramídico de la lactosilceramida son idénticos a los dos primeros azúcares de la cadena de tres reconocida por la bacteria *E. coli* que provoca las infecciones urinarias.

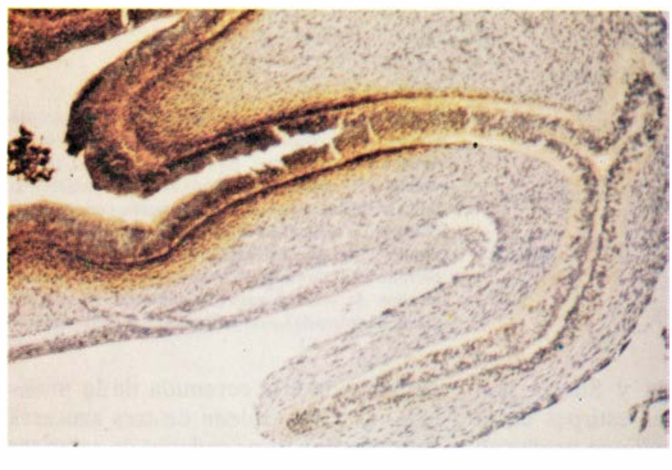
Mientras que las toxinas y las infecciones víricas o bacterianas se sirven de los glicoesfingolípidos presentes en las células sanas, el crecimiento canceroso está claramente asociado a glicoesfingolípidos alterados. No cabe duda de que ese cambio expresa alguna anormalidad subyacente. Cualquiera que sea la causa, la alteración de la población de glicoesfingolípidos podría obstruir una parte esencial de los recursos de que dispone la célula para mantener su vida social ordenada. No sorprendería descubrir que la alteración glicoesfingolipídica fuese una de las causas principales de las caóticas e indisciplinadas interacciones sociales que son características de las células cancerosas.

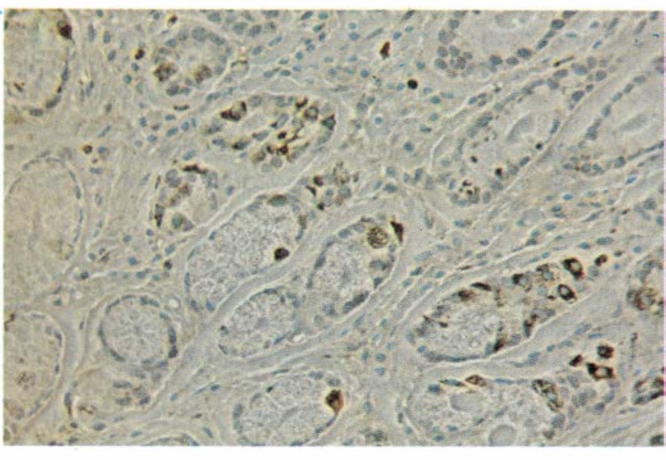
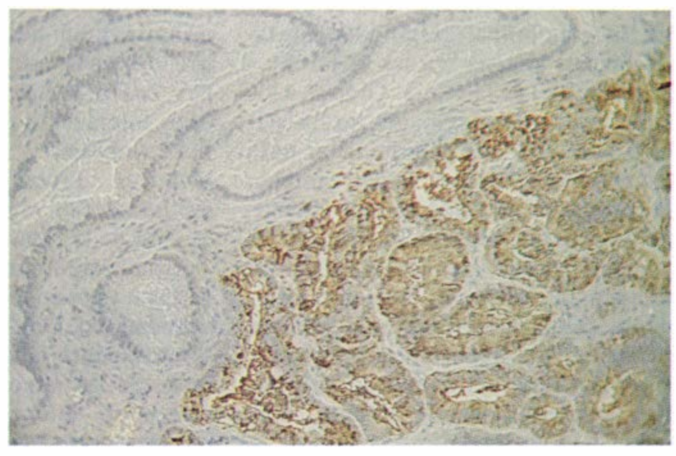
El tipo de cambio producido en los glicoesfingolípidos depende de la célula hospedadora y del agente cancerígeno. Algunas células tumorales acumulan glicoesfingolípidos simples; quizás esté bloqueada la síntesis de los más complejos, derivados de aquéllos. Otras células tumorales, en particular las procedentes de cánceres epiteliales humanos, sintetizan cadenas de carbohidratos poco usuales y acumulan nuevos glicoesfingolípidos: los neoglicolípidos.

Tanto los glicoesfingolípidos precursores como los neoglicolípidos se identificaron como antígenos asociados a tumores en estudios clásicos realizados con anticuerpos de conejo. Pero esa comprobación de que las células tumorales generaban variantes glicoesfingolipídicas no pudo explotarse convenientemente hasta el desarrollo de los anticuerpos monoclonales, técnica que pusieron a punto en 1976 George Köhler y César Milstein, del laboratorio del MRC en Cambridge. Los anticuerpos monoclonales poseen una alta afinidad específica por un solo antígeno. Se identifica rápidamente la presencia de un antígeno por medio de un anticuerpo monoclonal unido a una molécula marcada.

Para elaborar una abundante cantidad de anticuerpos monoclonales específicos de antígenos de tumor es preciso inyectar primero el antígeno en ratones. Se fusionan luego células de bazo del ratón inmunizado con células de tumor de ratón. Las células así obtenidas, denominadas hibridomas, combinan la capacidad de crecimiento ilimitado propia de las células del tumor con la capacidad de las células del bazo para generar anticuerpos. Ya se han identificado y caracterizado químicamente, en razón de su especificidad por anticuerpos monoclonales, más de diez tipos de antígenos glicoesfingolipídicos asociados a tumores.

Cada hibridoma produce un anticuerpo distinto, lo que obliga a seleccionar los adecuados. La mayoría de los inmunólogos que trabajan con tumores se sirven al efecto de la estrategia de la perdigonada: inyectan en el



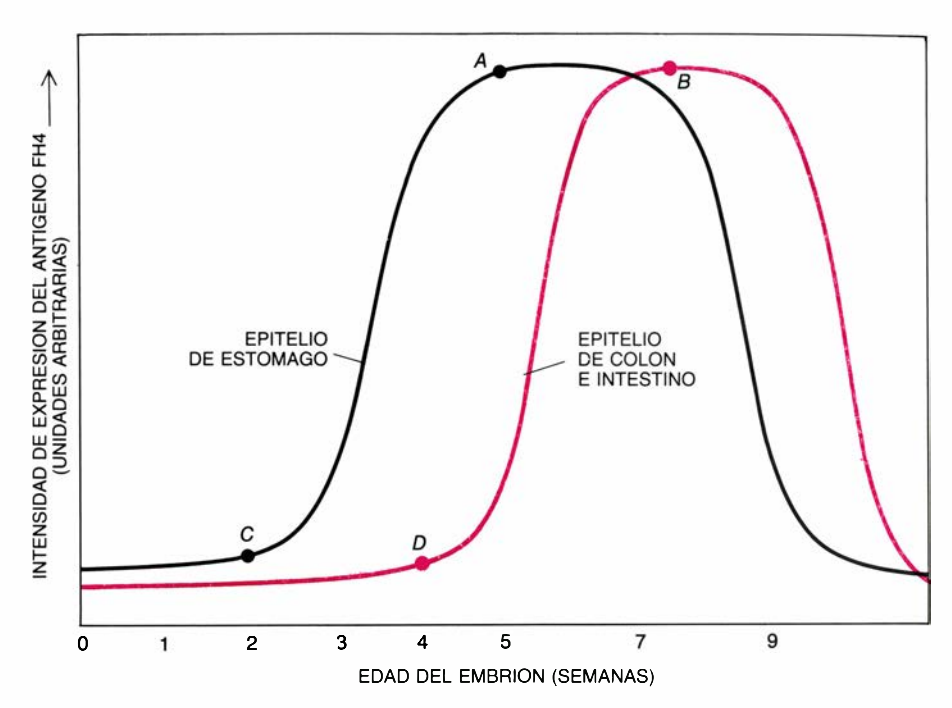
8. EXPRESION DEL ANTIGENO *FH4* en ciertas fases del desarrollo humano y en un tumor gastrointestinal. La tinción castaño oscura de las fotomicrografías corresponde a la unión del anticuerpo monoclonal *FH4* con el antígeno. La coloración de la foto superior izquierda indica un alto nivel de expresión del antígeno en células epiteliales de estómago de un embrión de algo más de cinco semanas (*38 días*). La de la parte superior derecha muestra las células epiteliales de estómago de un feto de 120 días. En este caso sólo se colorea la parte más interna de los pliegues del revestimiento del estómago. El epitelio del estómago de adultos prácticamente no se tiñe (*abajo, a la izquierda*). En la imagen inferior derecha se observa coloración en las células correspondientes a un cáncer de estómago, pero no en las normales. Los antígenos que se expresan tanto en células tumorales como durante el desarrollo fetal se denominan oncofetales.

ratón antígenos sin caracterizar, procedentes de tejidos tumorales, y a continuación, entre los hibridomas resultantes, buscan los que reaccionan contra los antígenos específicamente asociados al tumor. En nuestro laboratorio utilizamos un método menos convencional. En primer lugar obtenemos y caracterizamos químicamente un glicoesfingolípido asociado con un tipo específico de cáncer. A continuación se inyectan en el ratón bacterias recubiertas con el glicoesfingolípido. De esa manera, lo que se busca posteriormente es un hibridoma que reaccione preferentemente con el antígeno que se había preparado con anterioridad.

Hemos aplicado ese procedimiento a la elaboración de anticuerpos monoclonales dirigidos contra una amplia variedad de nuevas estructuras asociadas con tumores. En sus estudios sobre los antígenos Le^x y Le^y, regulados en función del desarrollo, Nudelman, Levery y Kannagi encontraron que muchos tejidos tumorales poseían gran cantidad de glicoesfingolípidos muy parecidos a Le^x y Le^y. Entre los nuevos antígenos se contaban formas diméricas y triméricas de Le^x y formas que llevaban unidas ácido siálico. Yasuo Fukushi y Kazuo Abe, de mi laboratorio, han conseguido anticuerpos monoclonales capaces de distinguir varios tipos diferentes de Le^x.

Uno de esos anticuerpos, denominado *FH4*, reacciona específicamente con el antígeno Le^x dimérico, pero no con su forma simple. Utilizando ese anticuerpo, convenientemente marcado, Fukushi encontró que las células epiteliales gástricas de embriones de 35 a 45 días presentaban un alto nivel de expresión de la forma dimérica de Le^x. En los fetos de 100 días el antígeno se expresaba sólo en las áreas más ocultas y profundas del epitelio gástrico e intestinal, desapareciendo en las células del recién nacido y el adulto [*véase la figura 8*].

Los antígenos de superficie que exhiben ese comportamiento se denominan antígenos oncofetales, pues se encuentran en cantidades similares tanto en células cancerosas como en ciertos momentos del desarrollo de algunos tipos de células embrionarias. Se conocen ya varios antígenos oncofetales. Vale también de ejemplo un derivado siálico de la forma Le^x dimérica, definido antigénicamente por el anticuerpo *FH6*. Abunda en los tejidos fetales, pero no en el tejido gastrointestinal adulto, aunque sí va asociado con tumores gastrointestinales. Ese tipo de



9. NIVELES DE EXPRESION del antígeno *FH4* durante el desarrollo fetal humano. En las células epiteliales del estómago la expresión de *FH4* alcanza su máxima intensidad cuando el embrión tiene entre cinco y siete semanas. En el epitelio de colon e intestino la intensidad máxima se observa entre las siete y nueve semanas. En cánceres diferenciados de estómago o de colon el nivel de expresión del antígeno *FH4* es comparable al del epitelio fetal (*A, B*). En cánceres indiferenciados de estómago o de colon no se expresa el antígeno *FH4*. Esas células cancerosas se parecen a las células embrionarias de los estadios tempranos (*C, D*).

hallazgos supone un sólido apoyo experimental a las frecuentes observaciones de que las células cancerosas se parecen a las células, relativamente indiferenciadas, de los primeros estadios del desarrollo embrionario.

Otro antígeno oncofetal importante es el derivado siálico de un glicoesfingolípido llamado antígeno Le^a. Hilary Koprowski y sus colaboradores, del Instituto Wistar, lograron obtener un anticuerpo monoclonal contra el antígeno Le^a. El antígeno fue aislado y luego caracterizado por Victor Ginsburg, John L. Magnani y sus colaboradores, del Instituto Nacional norteamericano de Artritis, Diabetes y Enfermedades Renales y Digestivas. Dado que los anticuerpos monoclonales sólo se unen a la cadena de carbohidrato del glicoesfingolípido, también reconocen a esas cadenas cuando las portan glicoproteínas del suero que no están unidas a células. Los anticuerpos contra los derivados siálicos de los glicoesfingolípidos Le^a y Le^x, por ejemplo, reaccionan con el suero de pacientes que padecen cáncer. Los antígenos circulantes se detectan con facilidad, por lo que su presencia resulta muy útil en el diagnóstico oncológico. El estudio de ese tipo de antígenos constituye uno de los principales objetivos de las investigaciones clínicas.

Los antígenos glicoesfingolipídicos unidos a células constituyen la gran esperanza de la lucha contra el cáncer. Le^x y sus análogos, las formas Le^x y Le^y diméricas y triméricas, por ejemplo, están asociadas a células tumorales y no se encuentran libres en el suero. En principio, y una vez identificados los anticuerpos específicos de antígenos asociados a tumores, podría administrarse a los pacientes tales anticuerpos, que detectarían preferentemente las células cancerosas que presentan poblaciones alteradas de antígenos asociados a tumores y las destruirían por medio de complejos mecanismos instados por los propios anticuerpos y por ciertos tipos de células especializadas. La desaparición gradual del tumor maligno en la mujer de grupo sanguíneo *p* respondió, sin saberse, a ese mecanismo.

Trabajos inmunológicos recientes han demostrado que muchos anticuerpos monoclonales dirigidos contra antígenos asociados a tumores son, en realidad, especifícos de glicoesfingolípidos. Los resultados de al menos dos estudios clínicos parecen justificar algunas de las esperanzas más optimistas. En uno de esos estudios, un grupo de investigadores dirigidos por Lloyd J. Old y Kenneth O. Lloyd, del Instituto Sloan-Kettering de Investigaciones sobre el Cáncer, de Nueva York, desarrollaron un anticuerpo con alta afinidad por el glicoesfingolípido GD_3.

Alan N. Houghton y sus colaboradores, del Sloan-Kettering, administraron el anticuerpo a 12 pacientes con melanoma, una forma virulenta de cáncer que produce tumores oscuros en la piel y que, en última instancia, genera metástasis e invade diversos órganos. En tres de los 12 pacientes se observó una clara regresión del melanoma, y otros cuatro mostraron una respuesta variada.

En el segundo de los estudios, Ronald B. Herberman, del Instituto Nacional del Cáncer, administró anticuerpos anti-GD_3 a otros 12 pacientes de melanoma. El anticuerpo lo prepararon y caracterizaron Ralph A. Reisfeld y sus colaboradores, de la Fundación Scripps. Nuevamente el anticuerpo resultó eficaz en tres de los 12 casos, aunque otros tipos de anticuerpos antimelanoma no surgieron efecto. Aunque el glicoesfingolípido GD_3 se halla en cantidades moderadas en tejidos normales del riñón y altas en la retina, ninguno de los pacientes sufrió daños en esos órganos imputables al tratamiento con los anticuerpos. Los únicos efectos negativos observados fueron reacciones inflamatorias de la piel alrededor del melanoma, observaciones que resultan muy alentadoras y sugieren que los antígenos glicoesfingolipídicos de las células tumorales son más susceptibles de ataque por parte de los anticuerpos que los mismos antígenos presentes en tejidos normales.

Se han propuesto varias estrategias para eliminar o matar las células tumorales, basadas en la especificidad de los anticuerpos monoclonales. De utilizarse anticuerpos unidos a isótopos radiactivos, éstos se adherirían a las células tumorales y las irradiarían o indicarían con precisión su posición en el cuerpo. Todo ello facilitaría el tratamiento radiactivo ulterior o la extirpación quirúrgica del tumor. Si los anticuerpos portaran drogas tóxicas se mataría, también de forma selectiva, las células tumorales.

No se olvide que los anticuerpos constituyen el medio natural y más eficaz de que se sirve el organismo para aislar y acabar con las células enfermas. Un anticuerpo monoclonal, como cualquier otro anticuerpo, no sólo se une a la célula que posee un determinado antígeno, sino que también la señala para que el sistema inmunológico del organismo la destruya. El afortunado accidente clínico ocurrido hace 35 años podría traducirse, gracias a los trabajos de muchos investigadores, en el origen de un tratamiento fácil y eficaz contra muchas formas de cáncer.

El clima de Marte

Comenzó de manera muy parecida al primitivo de la Tierra, pero siguió una vía evolutiva diferente. Suficientemente cálido antaño para mantener corrientes de agua, Marte hoy es tan frío que el dióxido de carbono se congela en los polos

Robert M. Haberle

Ha llegado el otoño al hemisferio Norte de Marte. En las latitudes medias, la temperatura desciende por debajo de −70 grados Celsius; en el polo Norte ya se han alcanzado, probablemente, los −123 grados, lo suficiente para congelar el dióxido de carbono, principal componente de su tenue atmósfera. Se está formando ahora un casquete de hielo seco en el polo. Antes de que acabe el invierno, el hielo alcanzará el paralelo 50°. Mientras tanto, el invierno ha terminado en el hemisferio Sur y el dióxido de carbono se está evaporando del polo correspondiente. A lo largo del borde del menguante casquete polar, el fuerte contraste de temperaturas entre el hielo y el suelo, calentado por el sol de primavera, está originando fuertes vientos. Durante el corto y cálido verano meridional, en la máxima aproximación de Marte al Sol, los vientos levantarán polvo de la superficie, produciendo grandes tormentas de polvo. Puede suceder incluso que el polvo envuelva el planeta entero.

Las condiciones climáticas en Marte se conocen hoy con notable detalle gracias a las misiones realizadas por vehículos espaciales en los decenios de 1960 y 1970, particularmente la misión Viking. Aunque duro e inhóspito juzgado con criterios terrestres, el clima es allí, en algunos aspectos, similar al de la Tierra. Ambos planetas presentan un sistema global de vientos caracterizado por los alisios en los trópicos y las borrascas ciclónicas a latitudes medias. Pero las diferencias son más llamativas. Mientras que los gases dominantes en la Tierra son el nitrógeno y el oxígeno, el dióxido de carbono constituye un 95,3 por ciento de la atmósfera de Marte. La atmósfera marciana es, con mucho, la de menor masa de las dos. La presión que ejerce sobre la superficie del planeta es en promedio de 6,1 milibares, comparada con el valor medio de 1013,2 milibares en la Tierra. Mientras los investigadores esperan la llegada del próximo vehículo espacial a Marte –el *Mars Observer*, cuyo lanzamiento está previsto para 1990– continúan estudiando los datos del Viking. Con ellos están consiguiendo un mayor conocimiento de la evolución seguida por su clima, similar al de la Tierra en algunos aspectos y radicalmente distinto en otros.

En los comienzos de la historia del sistema solar, hace unos 4600 millones de años, los climas de Marte y la Tierra eran, probablemente, mucho más afines de lo que son hoy. Parece verosímil que los dos planetas empezaran con atmósferas de pareja composición. Se cree que, en ambos planetas, la primitiva atmósfera estaba formada por gases desprendidos de las rocas, bien por fenómenos volcánicos, en los que los gases provenientes del magma del interior del planeta salían por los volcanes y otras fisuras, o bien por las colisiones de rocas que tuvieron lugar al condensarse el planeta, en las que igualmente se desprendían gases. Las mismas rocas se condensaron a partir de gas y polvo en la nebulosa solar; su composición estaba determinada por la temperatura de formación, la cual dependía de la distancia desde el planeta al Sol. Marte y la Tierra se condensaron a distancias bastante semejantes; de ahí que la composición de sus rocas, y por tanto de sus atmósferas primitivas, coincidieran tanto.

Hay buenas razones para suponer que las primitivas atmósferas estuvieran formadas principalmente por vapor de agua, dióxido de carbono y nitrógeno. En teoría, esos gases los desprenderían magmas calientes típicos; la observación de las emisiones de los volcanes terrestres corrobora esta idea. Las atmósferas de Marte y la Tierra difieren hoy tanto porque las sustancias volátiles iniciales han sufrido distintos destinos en uno y otro planeta.

La mayor parte del agua de la Tierra está en los océanos. La cantidad desprendida era mucho mayor que la que podía retener la atmósfera. A su vez, la presencia del océano da lugar a un activo ciclo hidrológico que elimina dióxido de carbono de la atmósfera. El agua se evapora de los océanos, y cuando deja la atmósfera en forma de lluvia, se lleva consigo dióxido de carbono. A medida que el agua desgasta las rocas continentales, el dióxido de carbono disuelto reacciona con los silicatos para formar iones bicarbonato, que son arrastrados por los ríos y, por último, depositados en el fondo de los océanos en forma de carbonato cálcico (calcita). La mayor parte del dióxido de carbono desprendido está ahora almacenado en este depósito rocoso; la cantidad que queda en la atmósfera es en comparación insignificante. Por el contrario, el nitrógeno ha pasado a ser el componente dominante de la atmósfera (78,1 por ciento del volumen total) porque es químicamente inerte y relativamente insoluble en el agua. El oxígeno, que constituye el 20,9 por ciento de la atmósfera, debe su abundancia enteramente a la presencia de plantas capaces de realizar la fotosíntesis.

En Marte también se desprendió más agua de la que su atmósfera podía contener. Se ha estimado que la cantidad total desprendida podría cubrir el planeta con un océano de decenas a centenares de metros de profundidad.

1. POLO SUR de Marte. Está recubierto de hielo de dióxido de carbono (nieve carbónica). El casquete puede ser permanente: la fotografía fue tomada por la sonda orbital *Viking 2* en 1977 durante el verano austral. En clara contraposición, toda la nieve carbónica del polo Norte se disipa cada verano, dejando al descubierto una capa subyacente de hielo de agua. El dióxido de carbono representa el 95 por ciento de la tenue atmósfera marciana y aproximadamente un 20 por ciento del mismo se congela en el polo Sur cada invierno. La imagen fue preparada por el Servicio de Inspección Geológica de los Estados Unidos.



Marte es hoy demasiado frío para mantener océanos o cualquier forma estable de agua líquida. Por una sencilla razón: está a una distancia del Sol de vez y media la de la Tierra y recibe menos de la mitad de la radiación solar que ésta. Sin embargo, la distancia al Sol no puede ser por sí sola el único factor, porque parece que Marte gozó, en tiempos pasados, de suficiente calor para admitir ríos en su superficie.

Las imágenes de la superficie del planeta obtenidas por el *Mariner 9* y las sondas orbitales Viking revelaron la existencia de muchos canales cuya apariencia sugiere que fueron excavados por cursos de agua. No todos dan prueba de un clima más cálido; algunos pudieron deberse a flujos de agua bajo una capa aislante de hielo superficial en un clima que no fuera sustancialmente más cálido que el de hoy. Muchos canales, sin embargo, parecen redes de desagüe superficial, con tributarios que convergen en un valle único. Admitiendo que esos canales fueran excavados por cursos de agua superficiales, la temperatura media global de esa época debió superar los 0 grados C. (Hoy es de aproximadamente −53 grados.) Por el número de cráteres de meteoritos superpuestos a los canales de desagüe se ha estimado su edad en unos 4000 millones de años. Marte sería, pues, relativamente cálido durante los primeros 500 millones de años, más o menos, de su historia.

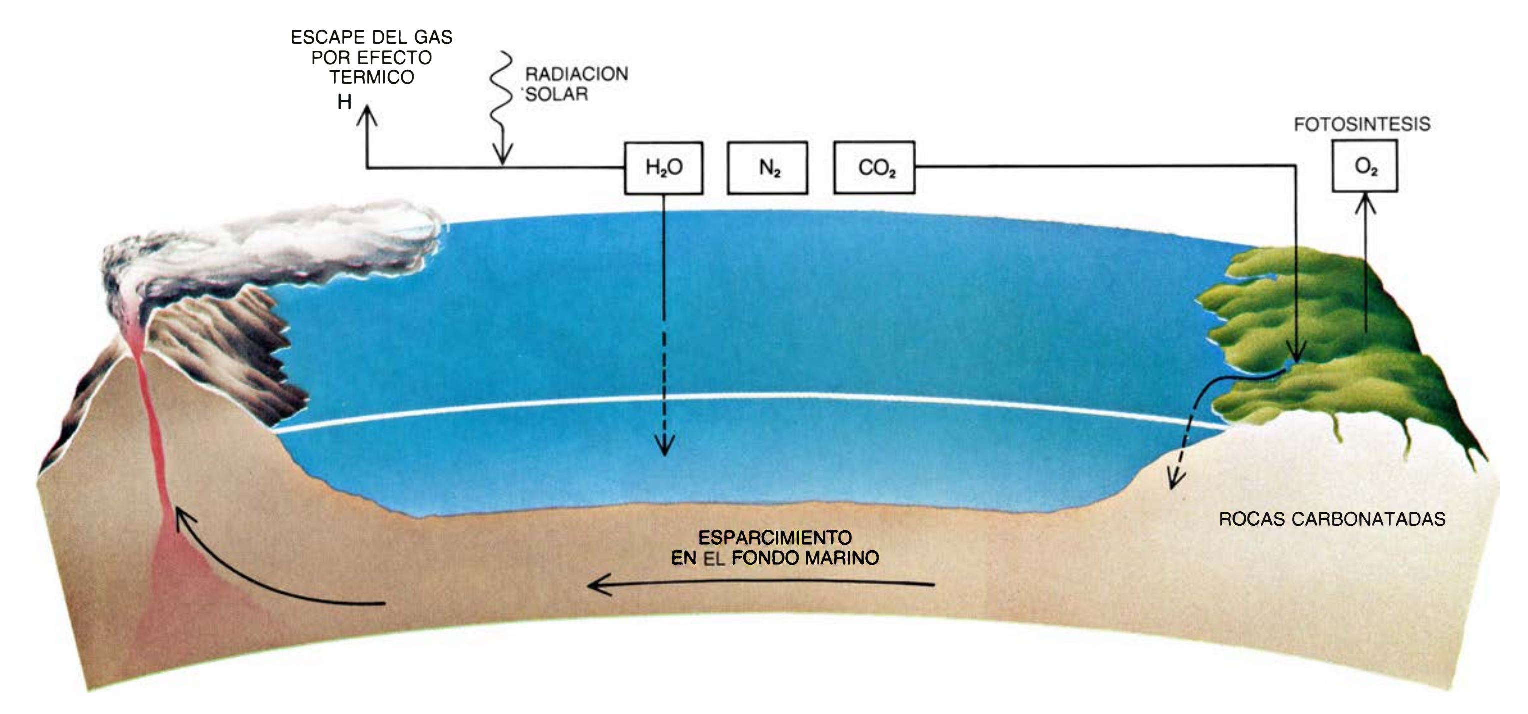
¿Cómo pudo haberse mantenido la temperatura superficial por encima del punto de fusión del hielo? El mecanismo más probable nos lo ofrece el efecto de invernadero. Los gases de la atmósfera marciana son casi transparentes para la mayor parte de la radiación solar, de modo que la atmósfera no es directamente calentada por el Sol. Antes bien, es calentada desde abajo, por energía reemitida por la superficie a longitudes de onda mayores, en el infrarrojo, al igual que le ocurre a la atmósfera terrestre. Como los gases sí absorben a esas longitudes de onda, retienen el calor. El vapor de agua y el dióxido de carbono son gases de particular eficacia en el efecto de invernadero.

Para medir el efecto de invernadero comparemos la temperatura a la cual un planeta radia la energía que absorbe del Sol con la temperatura observada en su superficie. La temperatura eficaz de radiación terrestre es −18 grados Celsius; su temperatura media global, de 15 grados. Por tanto, el efecto atmosférico de invernadero calienta la superficie en 33 grados. Marte, por su lado, radia a −56 grados, justamente tres grados por debajo de su temperatura superficial. El efecto de invernadero es ahora moderado porque su atmósfera es tenue.

Para que la temperatura de Marte haya estado por encima de 0 grados C hace 4000 millones de años, tuvo que haber en su atmósfera más gases capaces de contribuir al efecto de invernadero. Los candidatos más claros son el dióxido de carbono y el vapor de agua; los modelos teóricos indican que se habría necesitado, al menos, 1000 milibares de dióxido de carbono. Suponiendo que todo ese dióxido de carbono se hubiera desprendido realmente, ¿dónde ha ido a parar?

Una gran cantidad pudo quedar absorbida en el regolito marciano, capa superficial de suelo de grano fino creado por el bombardeo meteorítico. En los años setenta, Fraser P. Fanale y William A. Cannon, del laboratorio de propulsión a chorro del Instituto de Tecnología de California, demostraron que el dióxido de carbono se adhería a granos de suelo similares a los que se cree constituyen el regolito marciano. El dióxido de carbono se almacena también en forma de hielo en los casquetes polares, pero la mayor parte se sublima (pasa directamente de sólido a vapor) cada verano. Aunque puede persistir un casquete residual en el polo Sur –las sondas orbitales Viking fotografiaron hielo allí en el verano austral de 1977– la cantidad almacenada en este depósito parece ser pequeña en comparación con la cantidad de gas desprendida.

Otra posibilidad es que gran parte del dióxido de carbono de Marte se encuentre en la misma clase de depósito



2. ATMOSFERAS PRIMITIVAS de Marte y la Tierra. Semejantes quizás en sus inicios, evolucionaron de manera diferente. Se cree que en la primitiva atmósfera de ambos planetas predominaban el dióxido de carbono, vapor de agua y nitrógeno desprendidos en las erupciones volcánicas y en los impactos de rocas. En la Tierra (*a la izquierda*), el nitrógeno ha permanecido en la atmósfera. La mayor parte del vapor de agua se ha condensado para formar los océanos. La mayor parte del dióxido de carbono, eliminado de la atmósfera por precipitación y por acción de los agentes atmosféricos, se halla retenido en las rocas carbonatadas. Sin embargo, parte del dióxido de carbono torna a la atmósfera a través de la acción volcánica. En Marte (*derecha*), el ritmo de vulcanismo es

que contiene el grueso del dióxido de carbono terrestre: las rocas carbonáceas. Mientras Marte gozó de temperatura suficiente para conservar líquida el agua, ésta extrajo dióxido de carbono de la atmósfera y lo convirtió en carbonatos de la misma manera que los océanos terrestres. No está claro si ha habido alguna vez precipitaciones a gran escala en Marte, pero la formación de carbonatos puede tener lugar también sin lluvia, ya que el dióxido de carbono se disuelve igualmente en el agua del mar.

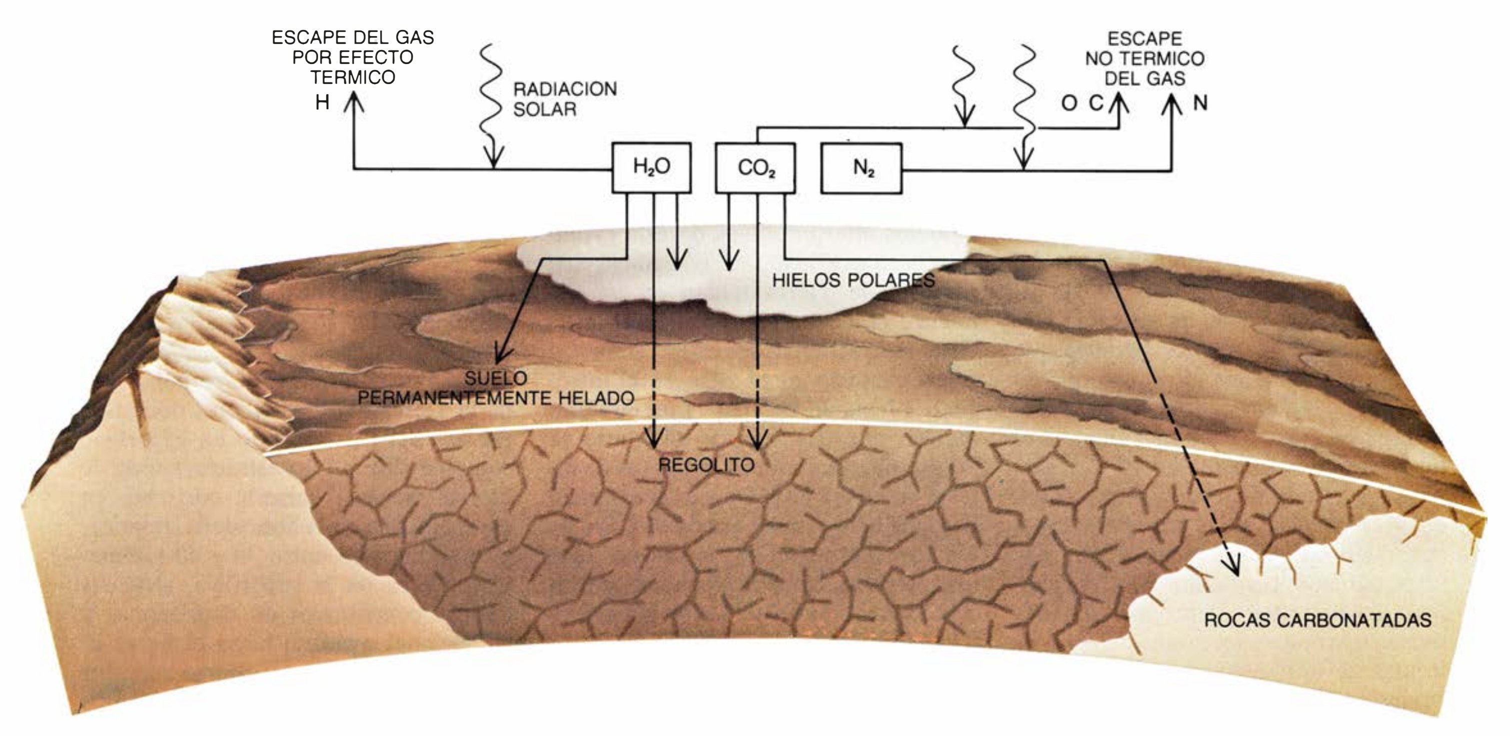
No obstante, hay una diferencia esencial entre la Tierra y Marte en cuanto al destino final del dióxido de carbono. En la Tierra, parte del gas torna regularmente a la atmósfera como consecuencia de la tectónica de placas. Donde dos de las placas móviles de la corteza terrestre entran en contacto, una de ellas se sumerge en el manto, llevando consigo los sedimentos carbonatados. El intenso calor y la presión en el manto liberan el dióxido de carbono de los sedimentos. El gas escapa entonces a través de los volcanes hacia la atmósfera.

En Marte se ha reciclado a la atmósfera menos dióxido de carbono porque se trata de un planeta volcánicamente menos activo que la Tierra. No hay prueba alguna de la existencia de tectónica de placas allí; la corteza entera parece estar formada por una sola placa y la razón estriba en que Marte es poco mayor que la mitad de la Tierra. En general, el tamaño de un planeta determina la intensidad de las fuentes internas de calor –principalmente procesos de desintegración radiactiva y energía gravitatoria liberada durante la acumulación– que alimentan la actividad tectónica y volcánica.

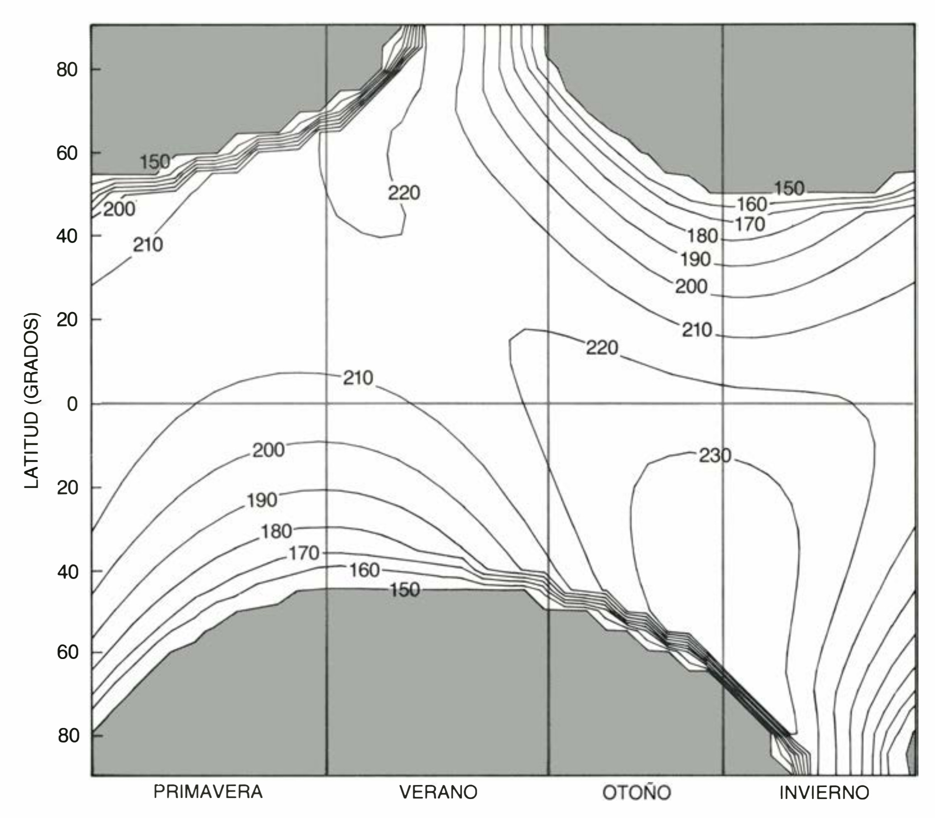
Si los volcanes no devolviesen a la atmósfera el dióxido de carbono en la Tierra, la exposición a la intemperie convertiría la pequeña cantidad de dióxido de carbono de la atmósfera en carbonatos en unos cuantos miles de años. Una atmósfera de 1000 milibares de dióxido de carbono en Marte podría haber sobrevivido durante más tiempo: de 10 a 100 millones de años sin reciclado, según cálculos realizados por James B. Pollack, del Centro de Investigación Ames de la Administración Nacional de Aeronáutica y del Espacio. Empero, ni siquiera 100 millones de años bastan para justificar la formación de los sistemas de valles por el agua líquida. En consecuencia, Pollack ha sugerido que, en los albores de su historia, pudo haber quedado en Marte suficiente energía residual de la acumulación planetaria para alimentar un vulcanismo a escala global. El dióxido de carbono así reciclado pudo haber mantenido, en su opinión, un intenso efecto de invernadero durante los 500 millones de años, más o menos, de excavación de los valles.

A medida que la actividad volcánica fue apagándose, bajaron el nivel de dióxido de carbono atmosférico y consecuentemente el efecto de invernadero. Con el tiempo, el planeta se enfrió hasta el punto en que el agua líquida ya no se podía mantener en forma estable. En ese momento, la presión atmosférica en la superficie estaba probablemente muy por encima del nivel observado hoy. La presión registrada en la superficie marciana es ahora tan baja, según Ralph A. Kahn, de la Universidad de Washington en St. Louis, porque el dióxido de carbono continuó perdiéndose de la atmósfera para almacenarse en forma de carbonatos mediante la acción de bolsas transitorias de agua líquida. Tales bolsas, arguye, pudieron haber existido mucho tiempo después de que la temperatura global descendiera por debajo del punto de congelación; en concreto, pudieron formarse mientras la presión en superficie, suficientemente alta, limitara la evaporación. Mediante la acción de las bolsas de agua transitorias, la presión se redujo gradualmente hasta su valor actual, cifrado en 6,1 milibares.

Según ello, la presencia de agua líquida habría conducido, paradójicamente, a su propia destrucción. Parte del agua puede estar almacenada en depósitos de hielo polar o en extensas capas de suelo helado. El regolito puede retener también agua química o



ahora tan bajo que no se devuelve a la atmósfera dióxido de carbono. Como resultado, los efectos de desgaste producidos por el agua líquida han dado al traste con la espesa capa de dióxido de carbono que, mediante el efecto de invernadero, mantenía suficientemente caliente al planeta para que existiera agua líquida. La mayor parte del CO_2 está almacenado en forma de carbonatos o adsorbido en el fino suelo de regolita; una pequeña cantidad puede encontrarse en un casquete de hielo en el polo Sur. El polo Norte tiene un casquete permanente de hielo de agua, pero la mayor parte del agua de Marte estará en la regolita o dispersa en la capa de suelo de hielos perpetuos. El nitrógeno ha escapado de la gravedad de Marte con la ayuda de la energía de reacciones fotoquímicas.



3. TEMPERATURAS EN LA SUPERFICIE MARCIANA. Siguen un ciclo estacional, si bien las estaciones son de desigual duración e intensidad debido a la elipticidad de la órbita de Marte. (Las estaciones que aparecen aquí y en las siguientes ilustraciones son las septentrionales.) Las curvas son isotermas en grados Kelvin (grados Celsius por encima del cero absoluto, siendo 0 grados Celsius igual a 273 grados Kelvin). El dióxido de carbono se congela a unos 150 grados; la isoterma de 150 grados marca, pues, el borde aproximado de los casquetes de hielo polares (*gris*). El casquete polar austral alcanza mayor extensión que el boreal porque el otoño y el invierno son más largos y fríos en el hemisferio Sur. Las temperaturas más altas se dan en los subtrópicos meridionales a fines de primavera (otoño boreal). A medida que los casquetes de hielo se retraen, el gradiente de temperatura en sentido Norte-Sur se torna abrupto a uno y otro lado de sus bordes. El mapa se apoya en un modelo desarrollado por Hugh H. Kieffer, adscrito al Servicio de Inspección Geológica.

físicamente, tal como se cree que aprisiona dióxido de carbono.

Si este esquema es correcto, el tamaño limitado del planeta ha ejercido sobre su clima al menos tanta influencia como su distancia al Sol. Además, el tamaño de Marte ha determinado el destino no sólo del agua y del dióxido de carbono, sino también del nitrógeno, bastante escaso en su atmósfera. El bajo nivel de actividad volcánica que allí se registra significa que se desprendió menos nitrógeno que en la Tierra. Además, por ser más pequeño, su gravedad es más débil y el nitrógeno puede escapar así del planeta. Aun cuando este gas no posee energía térmica suficiente para escapar, puede adquirirla mediante un proceso llamado recombinación disociativa. La luz ultravioleta en la alta atmósfera arranca electrones de las moléculas de nitrógeno; cuando los electrones y el nitrógeno ionizado se recombinan, hay energía más que suficiente para disociar las moléculas en los átomos que las forman. La energía sobrante confiere a los átomos la energía cinética necesaria para escapar.

De las abundancias relativas de nitrógeno 14 y nitrógeno 15 se infiere la cantidad de nitrógeno desprendido del interior de Marte. Como el nitrógeno 15 es más pesado y su probabilidad de escapar es menor, su concentración ha ido aumentando gradualmente en comparación con la del nitrógeno 14. Los modelos interpretativos de esta evolución parten de la hipótesis según la cual Marte y la Tierra tenían en un comienzo la misma relación isotópica: la observada actualmente en la Tierra. En cuyas condiciones ni siquiera el nitrógeno 14 puede escapar. Los modelos indican que del interior de Marte se desprendieron hasta 30 milibares de nitrógeno, cerca de 200 veces la cantidad que hoy existe en su atmósfera. La actual concentración es, a su vez, sólo una pequeña fracción de la concentración correspondiente en la atmósfera terrestre.

Aunque la Tierra y Marte han desarrollado atmósferas de composición muy distinta, una y otro comparten ciertas características climáticas: presentan circulaciones globales semejantes, por ejemplo. Varias razones lo explican.

En primer lugar, dado que la atmósfera marciana y la terrestre son casi transparentes a la radiación solar, se calientan desde abajo. En segundo lugar, en ambos planetas los trópicos reciben cantidades de radiación solar apreciablemente mayores que los polos; el gradiente de temperatura que se produce origina un gradiente de presión que impulsa una circulación en sentido meridiano (Norte-Sur). En tercer lugar, los dos planetas giran rápidamente con aproximadamente la misma velocidad de rotación. (Un día marciano es unos 40 minutos más largo que el día terrestre.) La velocidad de rotación determina la magnitud de la fuerza de Coriolis, fuerza que desvía el movimiento de las masas móviles de aire.

Los estudios teóricos de modelos, realizados por Conway B. Leovy, de la Universidad de Washington, Pollack y el autor, han revelado los principales rasgos de la circulación global de Marte. Al igual que en la Tierra, la circulación meridiana toma la forma de dos células de Hadley, una en cada hemisferio. Las células comparten una ascendente común cerca del Ecuador, donde el calentamiento solar es máximo. El aire asciende allí, avanza hacia los polos en cotas superiores y después se enfría y desciende en las zonas subtropicales (a latitudes de unos 25 grados). Finalmente, retorna hacia los trópicos en la vecindad de la superficie. Como la fuerza de Coriolis desvía al aire en movimiento hacia la derecha en el hemisferio Norte y hacia la izquierda en al hemisferio Sur, la desviación del aire que avanza hacia el polo en la célula de Hadley desencadena vientos del Oeste en altura; en la superficie, la desviación del aire que se mueve hacia el ecuador origina vientos alisios del Este, como los de la Tierra.

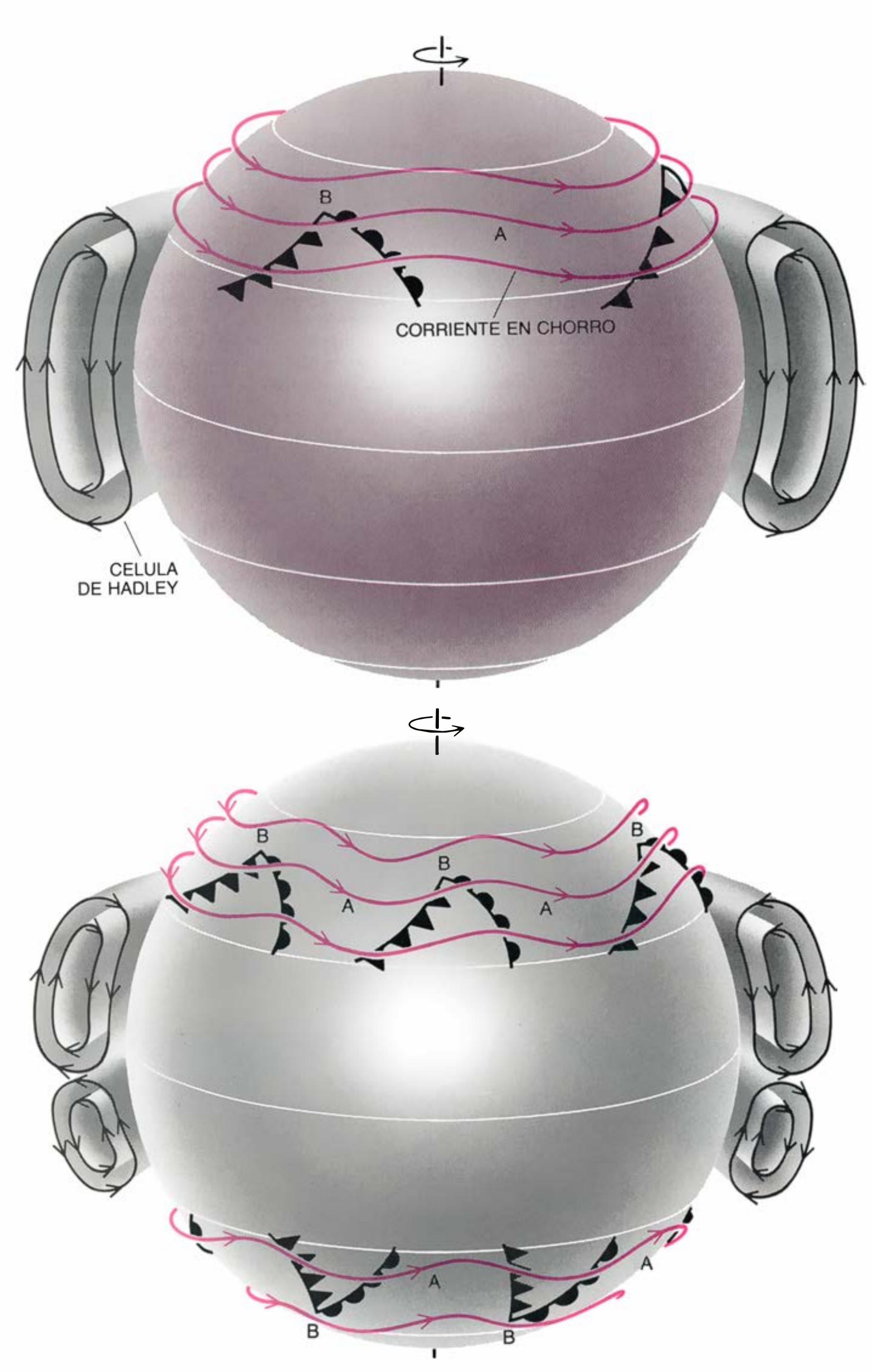
En latitudes medias y altas predomina un régimen de circulación diferente, muy parecido al correspondiente de la Tierra. Allí los vientos dominantes son del Oeste, tanto en superficie como en altura. Una estrecha banda de fuertes vientos, llamada corriente en chorro, sopla en la atmósfera superior, a una altura de entre 30 y 40 kilómetros. Cerca de la superficie, sistemas báricos consistentes en depresiones y anticiclones avanzan hacia el Este, siguiendo el camino del chorro superior y extrayendo energía de él. Los vientos ciclónicos y anticiclónicos que circulan alrededor de los centros de presiones realizan la función que a bajas latitudes llevan a cabo las células de Hadley: transportan energía hacia los polos.

En contraposición con los sistemas terrestres, cuyos movimientos son notoriamente difíciles de predecir, los sistemas meteorológicos marcianos presentan una regularidad casi monótona. En los puntos donde se posaron las sondas Viking, las depresiones pasaban cada dos o cuatro días. Se desconoce la causa de tal regularidad, pero podría estar relacionada con el hecho de que el dióxido de carbono, principal componente de la atmósfera marciana, absorbe y emite fácilmente radiación térmica. Una atmósfera que radia intensamente puede amortiguar muy pronto las perturbaciones de temperatura causadas por los sistemas de borrascas. Las depresiones son más irregulares en la Tierra porque el nitrógeno, principal componente de nuestra atmósfera, es inerte para la radiación.

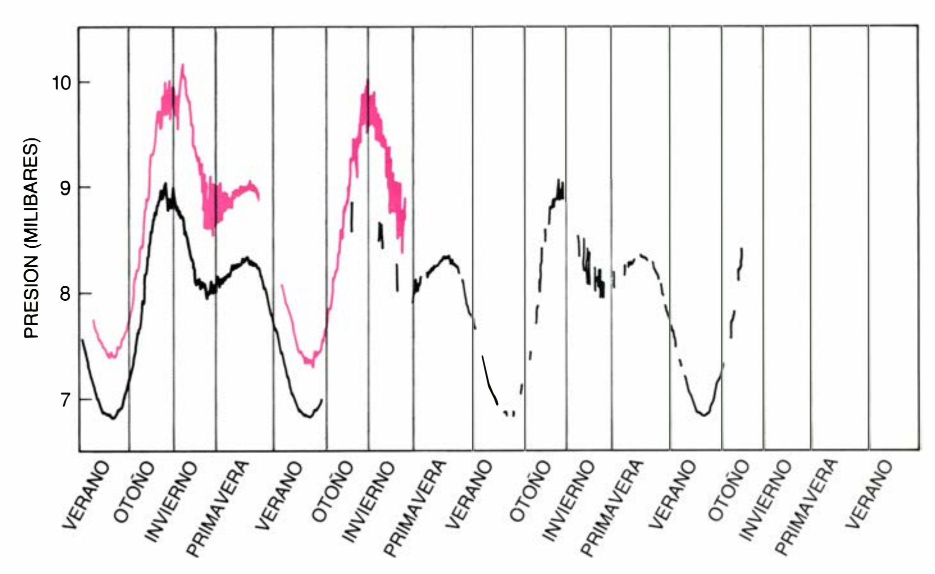
La circulación en Marte cambia con las estaciones, igual que en la Tierra y por la misma razón. Un planeta tiene estaciones si su eje de rotación no es perpendicular a su plano orbital; a medida que el planeta se mueve alrededor del Sol, la inclinación del eje conduce a una variación en la distribución con la latitud de la radiación solar incidente y al correspondiente cambio en la distribución de la temperatura. Cuanto mayor es el ángulo de inclinación (oblicuidad), tanto más pronunciadas son las variaciones estacionales. En el momento presente, este ángulo es aproximadamente el mismo para Marte (25,2 grados) que para la Tierra (23,5 grados), de modo que las variaciones estacionales son semejantes en ambos planetas. Sin embargo, dos circunstancias conducen a unas características algo diferentes en Marte: no tiene océanos y su órbita es más elíptica que la terrestre.

Una de las manifestaciones de la ausencia de océanos en Marte la constituyen las variaciones estacionales en la configuración de las células de Hadley. La rama ascendente de la célula de Hadley tiende a estar sobre el punto más cálido del planeta. A diferencia de los océanos terrestres, el suelo marciano responde con presteza a las variaciones en la cantidad de energía solar incidente (la insolación); por tanto, el punto más cálido seguirá, probablemente, fielmente la trayectoria anual del Sol. En los solsticios, la rama ascendente se alejaría del Ecuador hasta en 25 grados de latitud. El modelo teórico sugiere que las dos células de Hadley son entonces reemplazadas por una célula única que atraviesa el Ecuador. Esto nunca sucede en la Tierra; la rama ascendente común de las dos células de Hadley sigue al Sol, sólo en parte, en sus excursiones primaveral y otoñal apartándose del Ecuador, porque la respuesta de los océanos a las variaciones de temperatura es más lenta.

La ausencia de océanos afecta también a la circulación en las latitudes medias. La intensidad de una corriente en chorro depende de la variación de la temperatura con la latitud debajo del mismo: a mayor variación, mayor gradiente de presión con la altura y más intenso el chorro. En la Tierra, los océanos impiden que el gradiente de temperatura varíe mucho con la latitud de unas estaciones a otras. De aquí que las corrientes en chorro soplen todo el año, aun cuando su intensidad sea má-



4. SISTEMAS DE VIENTOS EN MARTE (*arriba*), semejantes a los de la Tierra (*abajo*). Ello no quita que las variaciones estacionales de los vientos sean más pronunciadas en Marte: el suelo de éste responde más rápidamente a las variaciones de la radiación solar incidente que los océanos terrestres. La figura representa la circulación global durante el invierno del hemisferio Norte. En la Tierra, la rama ascendente de la célula de Hadley tropical está corrida ligeramente hacia el Sur del Ecuador. En Marte, la rama ascendente se corre a unos 25 grados al Sur del Ecuador; las dos células de Hadley que existen durante el otoño ceden su lugar a una célula de Hadley única que atraviesa el Ecuador. En ambos planetas, la circulación en latitudes medias está dominada por un chorro de vientos del Oeste a gran altura, que guía el movimiento de las depresiones en superficie. En Marte, sin embargo, el gradiente de temperatura en sentido Norte-Sur que impulsa el chorro sólo es abrupto en los meses de invierno; el chorro y las depresiones desaparecen en cuanto llega el verano.



5. CICLO DEL DIOXIDO DE CARBONO en Marte confirmado por los Viking que allí se posaron. Estos registraron las variaciones estacionales de la presión atmosférica. La presión tiende a subir cuando el CO_2 se evapora en los polos y a descender cuando se congela. Ahora bien, como el casquete polar austral crece más que el boreal, predominan sus fluctuaciones. La presión es máxima en la primavera y verano del hemisferio Sur y mínima en el invierno austral. El *Viking 2* (*en color*) registró presiones más altas que el *Viking 1* porque se encontraba a menor altura. Los datos de presión fueron analizados por James E. Tillman.

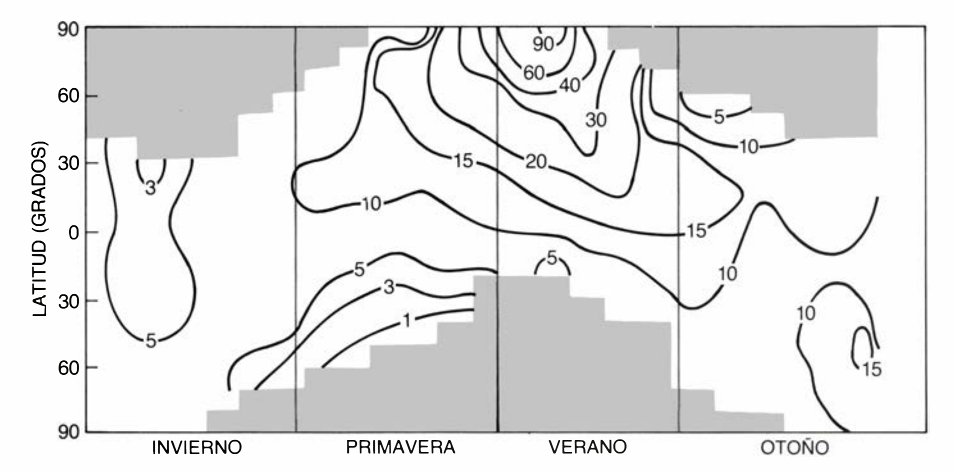
xima en invierno. Marte es distinto. En invierno y primavera, la intensidad del chorro marciano viene a cuadruplicar la fuerza de los chorros terrestres, porque allí, en esas estaciones, el casquete de hielos polares se extiende hasta las latitudes medias. El contraste de temperatura entre el hielo de dióxido de carbono y el suelo circundante es grande, en primavera sobre todo, cuando el suelo lindante con los hielos se calienta rápidamente. En verano, sin embargo, el chorro desparece porque, para entonces, el casquete de hielos se ha retirado y el suelo se encuentra aproximadamente a la misma temperatura en todo el hemisferio. De la misma manera se comportan los sistemas depresionarios que extraen su energía del chorro.

La segunda diferencia capital entre la Tierra y Marte se refiere a la excentricidad de la órbita: más excéntrica –más elíptica– en éste que en aquélla. Como resultado, las estaciones marcianas son de desigual duración e intensidad. (Todas ellas son más largas que las estaciones terrestres, y así el año marciano dura 687 días terrestres.) El planeta pasa por su perihelio (punto de la órbita más próximo al Sol) a finales de la primavera austral, que es 52 días más corta que la primavera boreal, cuando el planeta se halla a su máxima distancia del Sol (afelio). En el perihelio, recibe aproximadamente un 40 por ciento más de radiación solar que en el afelio; la correspondiente diferencia para la Tierra es sólo del 3 por ciento. Comparadas con las estaciones boreales, la primavera y el verano austral son cortos y cálidos; el otoño e invierno, largos y fríos. La asimetría influye poderosamente sobre tres importantes ciclos estacionales que interaccionan entre sí: los ciclos del dióxido de carbono, del agua y del polvo.

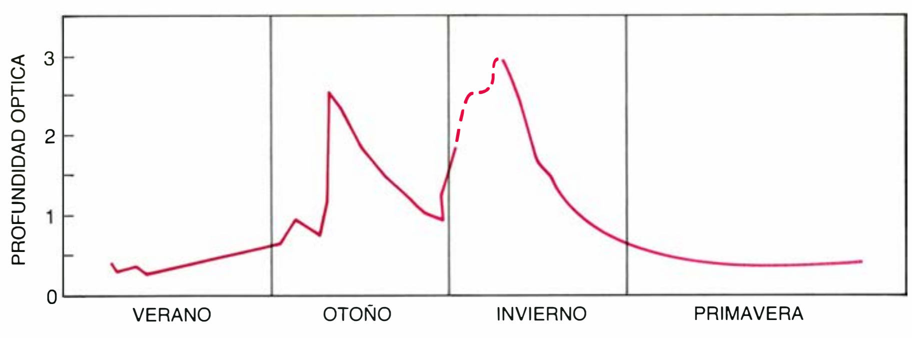
Durante el invierno, las temperaturas a altas latitudes de Marte bajan tanto que son capaces de congelar el dióxido de carbono. La condensación del principal componente de la atmósfera es peculiaridad exclusiva de Marte. Alrededor del 20 por ciento de la atmósfera toma parte en el ciclo de condensación de los casquetes polares cada año, produciendo una variación de la presión en la superficie que se deja sentir en todo el planeta. Como consecuencia se produce una oscilación en la atmósfera con un período estacional, siendo ésta más densa en el polo de invierno. Por ser el otoño e invierno más largos en el hemisferio Sur, el casquete polar austral adquiere mayor extensión que el casquete polar boreal. En la época de su máxima extensión alcanza una latitud de unos 45 grados, mientras que el casquete polar boreal llega a unos 50 grados.

El ciclo del dióxido de carbono no sólo determina las variaciones estacionales de la presión en la superficie, sino que influye también sobre el comportamiento estacional del agua en la atmósfera marciana. A medida que la primavera da paso al verano en cada hemisferio, los casquetes polares se retiran, pero nunca desaparecen del todo. La composición de los casquetes residuales no se conocía bien hasta que las sondas orbitales Viking los sobrevolaron en 1976 y 1977. Se observó que el casquete residual septentrional era de hielo de agua y el casquete residual meridional de dióxido de carbono, principalmente. A partir de mediciones de la luz solar reflejada, las sondas orbitales Viking cartografiaron la distribución espacial de vapor de agua en la atmósfera. La máxima abundancia acontecía durante el verano en la región polar boreal; no se halló máximo semejante sobre la región del polo Sur durante el verano.

Este comportamiento admite una interpretación sencilla. El casquete de hielo de agua permanente en el hemisferio Norte se convierte en una fuente de vapor de agua atmosférico cada verano, cuando queda al descubierto por evaporarse el hielo de dióxido de carbono que lo cubría. Si, por el contrario, el hielo de dióxido de carbono sobrevive siempre al verano austral, el vapor de agua que estuviera en contacto con



6. CICLO DEL AGUA en Marte. Depende del ciclo del dióxido de carbono. Las sondas orbitales Viking midieron variaciones estacionales en la distribución latitudinal del vapor de agua; su abundancia en la atmósfera se da en términos del espesor (micrometros) que tendría si se redujera a la forma líquida. La máxima abundancia se observó durante el verano sobre el polo Norte, cuando toda la nieve carbónica se había evaporado del polo dejando al descubierto el hielo subyacente. No se observó ningún máximo sobre el polo Sur, que permaneció recubierto de nieve carbónica. En las zonas grises no se pudieron realizar medidas.



7. CICLO DEL POLVO en Marte, cartografiado por el módulo de descenso *Viking 1* midiendo el grado de atenuación de la radiación solar al atravesar la atmósfera. Cuanto más polvo hay en la atmósfera, tanto mayor es su opacidad. La atmósfera marciana nunca queda limpia del todo. Los máximos de opacidad durante el otoño e invierno indican el comienzo de las tempestades de polvo globales. La porción discontinua representa una época en que sólo se podía obtener un límite inferior de la opacidad. Los datos fueron analizados por James B. Pollack y sus colaboradores; los de la figura anterior, por Bruce M. Jakosky.

él se congelaría y sería extraído de la atmósfera. En otras palabras, el casquete polar austral constituiría un sumidero de vapor de agua en continuo crecimiento a expensas del casquete polar septentrional. A largo plazo, este último perdería su carácter permanente y desaparecería.

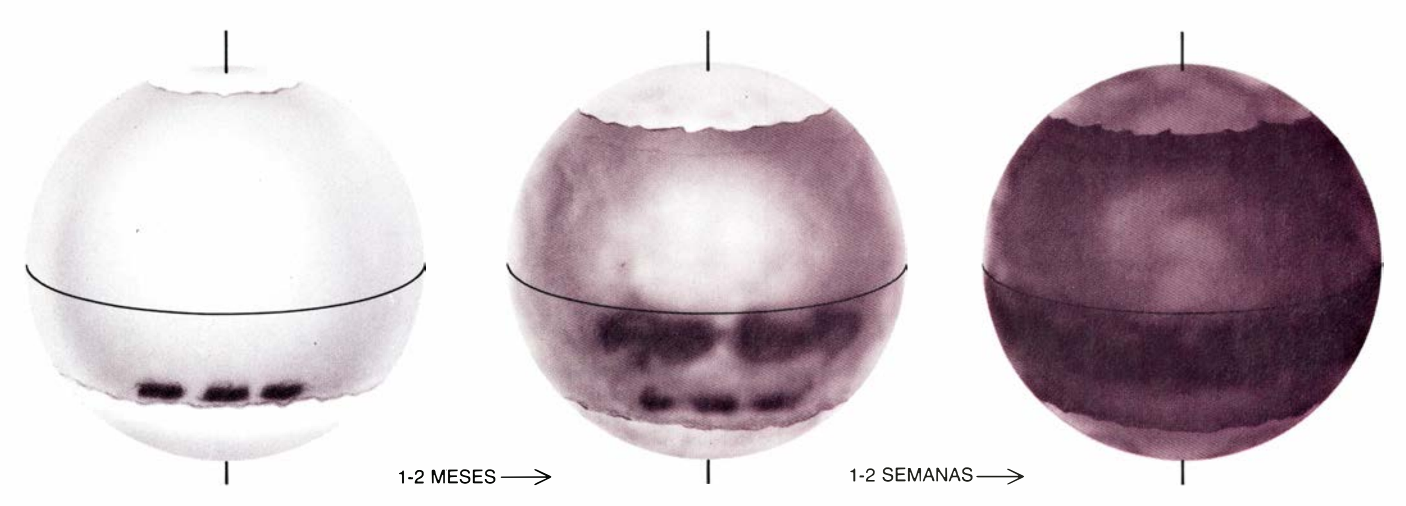
No es seguro, sin embargo, que el dióxido de carbono sobreviva un verano tras otro en el polo Sur. Observaciones telescópicas del planeta realizadas en 1969, cuando estaba próximo a la Tierra, pusieron de manifiesto mucho más vapor de agua en la atmósfera durante el verano austral que el registrado por las sondas orbitales Viking durante la misma estación en 1977. En 1969, el casquete de dióxido de carbono pudo haberse sublimado por completo en el polo Sur, dejando a la intemperie un casquete subyacente de hielo de agua, como el del polo Norte. Sea o no permanente el casquete austral, el hecho de que parezca sobrevivir al menos durante algunos veranos, mientras que el casquete polar septentrional no lo resista, requiere una explicación. Esta probablemente tiene algo que ver con el tercer ciclo estacional de Marte: el ciclo del polvo.

Midiendo la atenuación de la radiación solar en la atmósfera marciana, las sondas Viking que se posaron en el planeta registraron el comportamiento del polvo atmosférico durante un ciclo completo de estaciones. La atmósfera nunca queda completamente limpia. Presenta su máxima transparencia durante el verano y primavera del hemisferio Norte, pero incluso entonces el cielo fotografiado por las sondas tenía el color rosado-amarillento típico de luz solar dispersada por partículas en suspensión. En el otoño e invierno del hemisferio Norte, bruscas subidas de la opacidad marcan la llegada de tempestades de polvo globales. Tales tempestades adquieren tal intensidad que las partículas de polvo se elevan hasta alturas superiores a los 40 kilómetros y los accidentes de la superficie quedan totalmente ocultados. Como las precipitaciones capaces de limpiar la atmósfera son en Marte escasas o inexistentes, el polvo queda suspendido semanas e incluso meses.

Las tempestades de polvo globales se producen sobre todo durante el otoño e invierno septentrionales (primavera y verano australes), cuando Marte está cerca del perihelio, en que mayores son el calentamiento de su atmósfera y el vigor de su circulación. Según una teoría propuesta en 1973 por Leovy, Richard W. Zurek, ahora en el Laboratorio de Propulsión a Chorro, y Pollack, las tempestades de polvo a escala global son atribuibles a un efecto de realimentación positiva entre los vientos en superficie y el polvo de la atmósfera. El polvo levantado por los vientos tiende a intensificarlas porque absorbe radiación solar, y, por tanto, calienta la atmósfera directamente.

De acuerdo con esta teoría, los vientos impulsados por el intenso gradiente de temperatura a lo largo del borde del casquete polar austral en retirada generan múltiples tempestades pequeñas que aumentan gradualmente la cantidad de polvo en la atmósfera. El polvo intensifica la circulación de Hadley así como los llamados vientos diurnos. (Estos vientos resultan del ciclo diurno de calentamiento: el aire asciende en el lado iluminado del planeta, más cálido, y se mueve hacia el lado nocturno.) La fuerza combinada de los vientos es máxima en los subtrópicos meridionales, donde la insolación es mayor. La topografía favorece allí la formación de tempestades adicionales, que arrojan más polvo a la atmósfera.

Una vez se ha alcanzado un nivel crítico de polvo en suspensión, la realimentación positiva se acelera rápidamente. La circulación de Hadley se extiende y dispersa el polvo hasta el



8. TEMPESTADES DE POLVO GLOBALES: se producen durante el otoño e invierno del hemisferio Norte (primavera y verano del hemisferio Sur). En esa época Marte recibe su máxima insolación solar. A medida que el planeta se acerca al perihelio durante la primavera austral (*izquierda*) se empiezan a formar tempestades locales a lo largo del borde del casquete polar en retirada. El polvo elevado por esas tempestades se dispersa por toda la atmósfera. Como el polvo absorbe radiación solar, la atmósfera se calienta. A causa de ello, los vientos diurnos debidos a la diferencia de temperatura y la circulación de Hadley se intensifican. El efecto adquiere destacada intensidad en los subrópicos meridionales, donde se forman tempestades locales mayores (*centro*), que levantan más polvo con el consiguiente calentamiento de la atmósfera. Algunos días después, los vientos debidos al calentamiento diferencial se hacen tan intensos que son capaces de levantar polvo en todo el subtrópico meridional. El polvo llena la rama ascendente de la célula de Hadley, que atraviesa el ecuador, y, por tanto, se extiende también al hemisferio Norte (*derecha*). La tempestad pierde intensidad cuando la atmósfera llega a estar tan cargada de polvo que sus capas más bajas dejan de ser calentadas por el sol. A partir de ese momento amainan los vientos superficiales y dejan de levantar polvo. (Esquema de Ian Worpole.)

ecuador y más allá aún. Una simulación de ordenador realizada por el autor mostró que después de seis días de levantar polvo, la nube puede extenderse al hemisferio Norte. La realimentación continúa hasta que la atmósfera está tan cargada de polvo que las capas inferiores reciben poco calor, momento a partir del cual los vientos superficiales comienzan a debilitarse.

Puede ser que el ciclo de polvo realimente también los ciclos de dióxido de carbono y de agua de suerte que ayudara a explicar las diferencias entre los casquetes polares septentrional y meridional. Dado que las tempestades de polvo globales se producen en el invierno septentrional, pero no en el invierno meridional, es natural suponer que el casquete septentrional de dióxido de carbono incorpora más polvo a medida que se va formando. Como un casquete helado sucio refleja menos radiación solar y absorbe más que un casquete limpio, todo el dióxido de carbono se sublimaría del casquete boreal hacia comienzos del verano, mientras que el casquete polar austral, más limpio y brillante, sobreviviría durante el verano. Un análisis de los datos del Viking, realizado por David Paige, del laboratorio de propulsión a chorro del Caltech, muestra que el casquete polar Sur brilla más que el Norte.

Desgraciadamente, otros datos del Viking ponen en duda esta sencilla hipótesis. Las tormentas globales de polvo no se producen en Marte todos los años; se observaron sólo en dos de los cuatro años en que el módulo de descenso *Viking 1* estuvo funcionando. Si la hipótesis fuera correcta, la variación estacional del nivel de dióxido de carbono atmosférico, y por tanto de la presión en superficie, debería ser distinta en un año con tempestades globales de la experimentada en otro sin ellas. En un año sin tempestades, el casquete de hielo septentrional estaría presumiblemente limpio, y podría incluso sobrevivir al verano como lo hace el casquete austral. Así, la presión en la superficie durante la primavera septentrional sería menor que en el caso de haberse sublimado todo el dióxido de carbono del casquete. Sin embargo, los datos del Viking no registran diferencia apreciable, de un año a otro, en la variación estacional de la presión. El ciclo del dióxido de carbono no está, pues, gobernado directamente por la presencia o ausencia de tempestades de polvo.

Paige ha sugerido que el polvo explicaría, no obstante, la disipación anual del casquete polar Norte y la superviviencia del Sur. Tras un detallado análisis de los datos del Viking, ha encontrado que los casquetes se tornan más brillantes al acercarse el verano, conforme aumenta la cantidad de luz solar que incide sobre su superficie. En su opinión, la razón estriba en que las partículas de polvo de la superficie del hielo se calientan tanto que subliman los granos de dióxido de carbono sobre los que se encuentran. Las partículas de polvo se hunden en el hielo, dejando tras de sí una superficie más limpia y brillante.

La reflectividad del casquete no depende, pues, de la cantidad de polvo depositada, sino de la profundidad a la que se hunden las partículas, y ésta es función, a su vez, de la cantidad de energía solar que incide sobre el casquete en primavera y verano. Como Marte está más próximo al Sol durante el verano austral que durante el verano septentrional, el casquete meridional brilla siempre más (es más reflector) que el casquete septentrional, independientemente de las variaciones anuales en el contenido de polvo de la atmósfera. Dicho de otra manera, el casquete austral sobrevive al verano por la sencilla razón de que el verano austral es más intenso. Un casquete polar que se protege de esta manera del Sol condicionará la estabilidad a largo plazo del clima de Marte.

Hay buenas razones para creer que el clima marciano varía cíclicamente, porque, al igual que la Tierra, Marte lo hace de forma periódica en tres de sus parámetros orbitales: la excentricidad, la oblicuidad (inclinación del eje de rotación) y la dirección del eje, que experimenta una lenta precesión. Cada variación de éstas influye en el clima al alterar la distribución estacional y latitudinal de la energía solar incidente. Un aumento de la excentricidad incrementa la diferencia entre la intensidad de las estaciones en los dos hemisferios; del aumento de la oblicuidad resulta una mayor insolación en los polos y, finalmente, la precesión del eje determina en qué estación del año tiene lugar el perihelio.

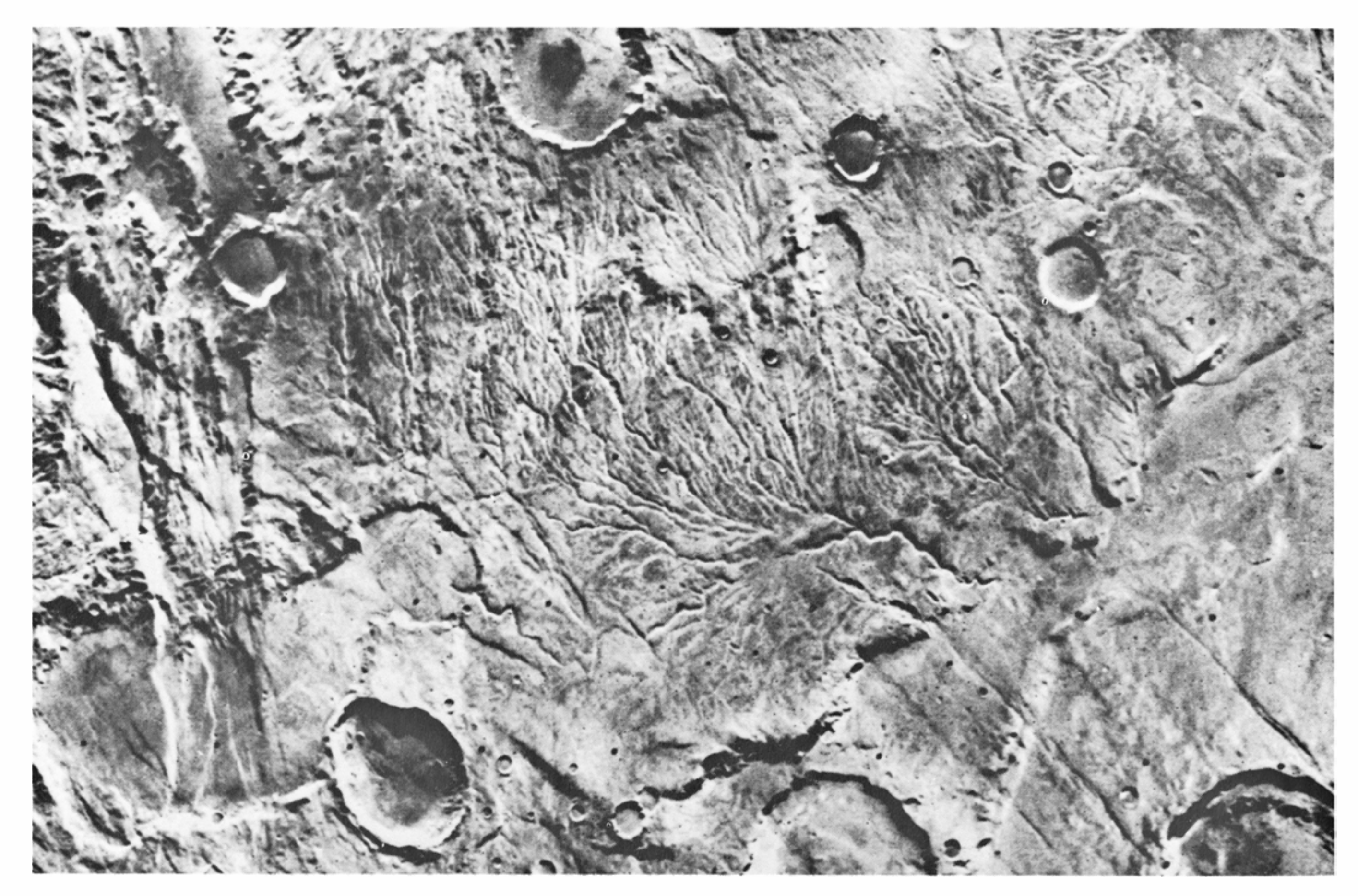
Según una opinión comúnmente aceptada, las variaciones orbitales de la Tierra explican las variaciones de su clima a lo largo del último millón de

años entre los períodos glaciales y los períodos cálidos. Las variaciones orbitales de Marte son mucho mayores que las terrestes. (Tienen también mayor período, del orden de 100.000 a un millón de años.) La oblicuidad de Marte, por ejemplo, cifrada actualmente en 25,2 grados, varía unos 13 grados en ambos sentidos en torno al valor actual. La oblicuidad de la Tierra varía sólo un grado.

El efecto climático más importante de las variaciones de la órbita marciana sería el de alterar la presión atmosférica en la superficie del planeta, al modificar la cantidad de dióxido de carbono en la atmósfera. Parece probable, por ejemplo, que al menos en uno de los polos se forme un casquete de dióxido de carbono que sobreviva al verano durante los períodos de baja oblicuidad, cuando los polos reciben poca insolación. La presión en la superficie durante tales períodos sería bastante baja. Menguarían las tempestades de polvo o desaparecerían, porque cuando la presión en superficie es baja se requieren vientos mucho más fuertes para levantar el polvo de la superficie. Por el contrario, durante períodos de alta oblicuidad, el casquete de dióxido de carbono se sublimaría y parte del dióxido de carbono del regolito podría también eyectarse a la atmósfera. La presión en superficie aumentaría y las tempestades de polvo se sucederían con frecuencia.

El *Mariner 9* y los vehículos orbitales Viking pudieran haber encontrado indicios de tales cambios. En ambos polos, los vehículos orbitales fotografiaron un terreno estratificado cuya edad se ha estimado en varios millones de años aunque no muchos. El espaciado y espesor casi uniforme de los estratos sugieren que se formaron mediante procesos de sedimentación atmosférica (polvo que se deposita desde la atmósfera) modulados por variaciones climáticas periódicas. Owen B. Toon, del Centro de Investigación Ames, y sus colaboradores han apuntado que las capas serían estratos enterrados de hielo de agua. De acuerdo con esa hipótesis, cada capa se fue depositando durante un período de baja oblicuidad, en el cual los casquetes de hielo de dióxido de carbono congelaron el vapor de agua que había sido liberado a la atmósfera desde la capa de tierra helada. Durante el siguiente período de alta oblicuidad, el polvo elevado por las frecuentes tempestades globales enterró la capa antes de que el hielo de agua pudiera evaporarse del todo. Una sucesión de ciclos de oblicuidad podría haber producido así los estratos alternados hoy visibles.

Aunque parece claro que Marte ha sufrido variaciones climáticas cíclicas, no está claro en manera alguna el alcance de tales cambios. Se ha sugerido que la presión atmosférica en Marte podría variar desde menos de un milibar hasta varias veces el actual valor de 6,1 milibares. No obstante, la magnitud de las fluctuaciones de presión depende de la cantidad de dióxido de carbono almacenable en un casquete de hielo que sobreviva al verano y de cuánto se intercambia entre la atmósfera y el regolito. Ninguna de esas dos magnitudes se conoce. Además, si la hipótesis de Paige es correcta y los casquetes de hielo marcianos se protegen a sí mismos de los aumentos de la radiación solar, las variaciones de presión causadas por la evaporación del hielo se amortiguarían. Cuando el *Mars Observer* entre en órbita polar, eliminará algunas de estas incertidumbres. Con la información que proporcione puede ayudar a los investigadores a determinar la naturaleza e intensidad de las variaciones del clima de Marte.



9. SISTEMA DE VALLES en el hemisferio Sur. Manifiesta que el clima del planeta fue en tiempos lo suficiente cálido para que corriera por él agua líquida. La forma ramificada de los cauces, a los que se les supone 4000 millones de años de antigüedad, sugiere que fueron excavados por corrientes confluyentes; su pequeño tamaño indica un caudal de agua bajo. La región de la imagen, tomada por Michael H. Carr, del Servicio Geológico, tiene 250 kilómetros de anchura.

Ciencia y sociedad

Muerte súbita cardiaca en España

En un artículo de este número ["Muerte súbita por fallo cardiaco", de Mickey S. Eisenberg, Lawrence Bergner, Alfred P. Hallstrom y Richard O. Cummings] se pone de manifiesto la trascendencia de este problema en todo el mundo y concretamente en Estados Unidos. Conviene recordar que cuando hablamos de muerte súbita nos referimos a la que se presenta durante la primera hora desde el inicio de los síntomas en una persona, cardiópata o no, aparentemente en buen estado. No se conocen cifras exactas de la incidencia de muerte súbita en España, pero un estudio iniciado en Valencia por el Dr. Cosin y el conocimiento, a partir de los trabajos de los Drs. Balaguer, Tomás y colaboradores, de la menor incidencia porcentual de cardiopatía isquémica en España permiten suponer que la incidencia de muerte súbita en nuestro país es también menor.

En las ciudades europeas de Goteburgo y Roterdam se han dado pasos significativos. En los casos en que la muerte súbita ocurre en el curso de un infarto agudo, lo que sucede en el 20-30 por ciento de los casos de muerte súbita, ésta se presenta en las dos o tres primeras horas desde el inicio del dolor precordial. De ahí el interés prioritario en alertar a pacientes que ya han tenido un infarto o con un riesgo elevado, así como a sus allegados, para que, ante un dolor sospechoso (dolor en medio del tórax irradiado a mandíbula o brazos, de larga duración, con palidez y sudoración fría) acudan a un centro hospitalario.

En España, el tiempo transcurrido entre el inicio del dolor y el ingreso en la unidad coronaria es muy dilatado. En un estudio llevado a cabo por iniciativa de la sección de cardiopatía isquémica de la Sociedad Española de Cardiología (Dr. Valle Tudela), con la colaboración de 42 unidades coronarias, se puso de manifiesto que el promedio de tiempo entre el inicio del dolor y el ingreso en la unidad coronaria fue de alrededor de 8 horas. En la ciudad de Manresa (provincia de Barcelona), después de un programa de educación cardiológico dirigido a los médicos generales realizado por los cardiólogos de la unidad coronaria de esta ciudad, se acortó el tiempo de 7,5 a 5 horas. En muchas zonas de Europa los pacientes llegan a las unidades coronarias entre 1 hora y 2 horas después del inicio del dolor.

En los casos sin infarto agudo es más difícil apreciar los síntomas premonitorios. A los pacientes con riesgo de arritmia grave se les puede aconsejar que busquen asistencia médica si sienten palpitaciones, dolor precordial o disnea. En algunos países, incluido el nuestro, existe la posibilidad de interpretación transtelefónica del ECG. Este útil sistema requiere que el paciente disponga de un registrador colocado sobre su tórax que transmita su ECG al centro interpretador.

Para luchar contra el colapso cardiovascular que conduce en pocos minutos a la muerte súbita la mejor forma es aplicar las normas de la resucitación cardiopulmonar (RCP) descritas en el artículo citado. En casos muy especiales se puede implantar un desfibrilador de Mirowski, de los que ya hay colocados más de 1000 en el mundo y unos 5 o 6 en España. La Fundación Hispana de Cardiología tiene previsto organizar a través de sus asociaciones afiliadas cursillos de adiestramiento en RCP. También pueden ser útiles los dedicados a socorrismo que organizan la Cruz Roja y otras instituciones. Convendría saber que en los primeros segundos del colapso puede conseguirse la reversión al ritmo normal del corazón si se aplica un golpe seco con el puño cerrado en la parte media y baja del tórax. Por otra parte, arritmias rápidas que no llegan a producir una pérdida de conciencia, aunque pueden originar una muerte súbita, como son las taquicardias ventriculares, pueden pararse algunas veces con maniobras realizadas por el propio paciente (respiración profunda y sobre todo tos seca y fuerte).

Hasta hace poco se desconocía la causa exacta de las muertes que ocurrían en pacientes ambulatorios, así como los factores desencadenantes de las mismas. Recogida la información de todos los casos publicados en el mundo de pacientes que fallecieron llevando el registro de Holter, y los datos del estudio aún no publicado que nos han cedido Leclercq y Coumel, sabemos que la causa del fallecimiento es en el 70 por ciento de los casos la fibrilación ventricular, en el 15 por ciento otra arritmia ventricular llamada "torsade de pointe" y el resto arritmias lentas (paro sinusal o bloqueo auriculoventricular). Los casos de fibrilación ventricular son la mayoría coronarios y antes de la fibrilación se observa un incremento de la frecuencia cardiaca sinusal o la presencia de una arritmia supraventricular. Los pacientes con "torsade de pointe" suelen presentar un descenso de la frecuencia cardiaca antes de la muerte súbita y frecuentemente toman fármacos antiarritmicos que influyen en la arritmia. Muchos de los casos de muerte súbita por arritmias lentas corresponderían a pacientes con disociación electromecánica por cardiopatía isquémica aguda y arritmia lenta secundaria a la misma. (Antonio Bayés de Luna.)

Sesgos de la gran explosión

La teoría de la gran explosión ("big bang") sostiene que las galaxias se van alejando uniformemente unas de otras desde el estallido inicial ocurrido hace entre 15.000 y 20.000 millones de años. Si hemos de hacer caso a un grupo de astrónomos norteamericanos y británicos dicha expansión no sería tan uniforme. El descubrimiento del movimiento no uniforme parte de un estudio de las velocidades de recesión y de las distancias relativas de 4000 galaxias elípticas incluidas en un volumen esférico de 350 millones de años-luz de diámetro. Los científicos pudieron determinar las velocidades de recesión gracias a que la luz que emite un objeto que se aleja se desplaza hacia el extremo rojo del espectro óptico en proporción a su velocidad.

Para saber a qué distancia de la Tierra se encuentra una galaxia basta con medir su brillo aparente; la luminosidad es proporcional a la lejanía. El equipo de astrónomos determinó con precisión sin precedentes las distancias de esas 400 galaxias, para lo cual añadieron a los datos anteriores el brillo total y el tamaño de cada una de ellas, así como las velocidades de sus estrellas integrantes. Componen el grupo David Burstein, Roger L. Davies, Alan Dressler, Sandra M. Faber, Donald Lynden-Bell, Roberto Terlevich y Gary A. Wegner.

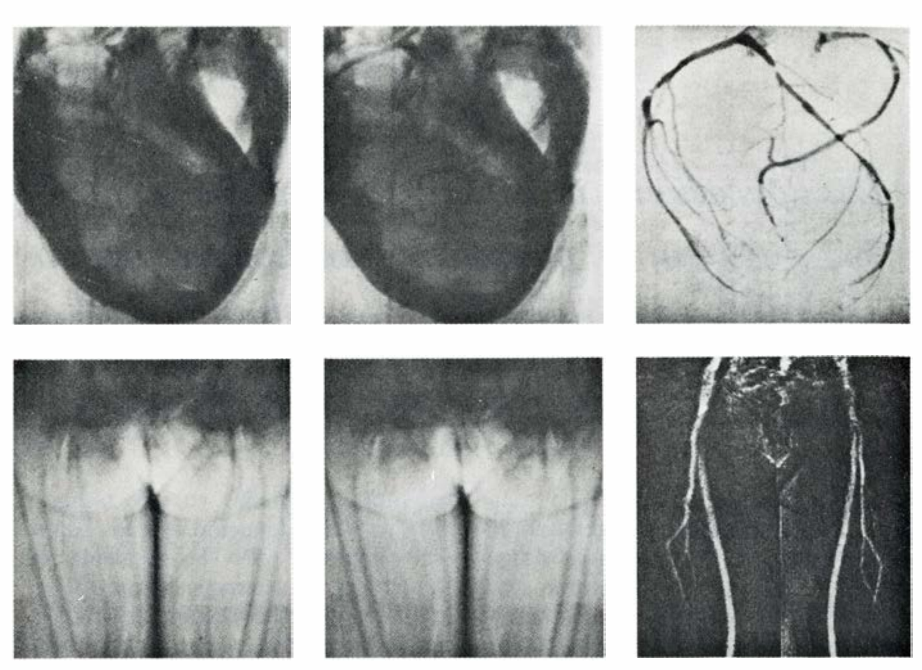
Según sus datos, las galaxias de un hemisferio de la esfera de 350 millones de años-luz se alejan a una velocidad menor que las del otro hemisferio. De acuerdo con el modelo de la gran explosión cabría esperar que todas las galaxias situadas, por ejemplo, a 200 millones de años-luz de la Tierra se alejarán a unos 3000 kilómetros por segundo. El equipo encontró, por el contrario, que la velocidad de alejamiento

de las galaxias de un hemisferio era de 2300 kilómetros por segundo y, la de las del otro, de 3700. En otros términos, la expansión uniforme provocada por la gran explosión presentaba un sesgo de 700 kilómetros por segundo.

¿A qué responde ese desplazamiento? Una explicación, sencilla e hipotética, sería que alguna masa, inmensa y distante, no descubierta hasta la fecha, atraería el universo local entero hacia sí por la fuerza de la gravedad. También podría responder el desplazamiento a explosiones de gran escala registradas después del estallido inicial.

Angiografía sin riesgos

A menudo deben obtenerse imágenes del sistema circulatorio, angiogramas, para detectar y tratar diversas enfermedades arteriales oclusivas, como es el caso de la aterosclerosis. Los radiólogos se sirven de técnicas convencionales de rayos X e inyectan en la sangre, por medio de un catéter, una solución que contiene iodo, absorbente de los rayos X. Tal procedimiento no deja de acarrearle ciertos riesgos al paciente, en particular si lo que se pretende poner a la vista son las arterias coronarias.



*1. VISION DE LOS VASOS SANGUINEOS por medio de dos métodos que "substraen" el tejido no vascular, enmascarador de las imágenes. En una de las técnicas (***fila superior***) se restan entre sí un par de radiografías (***izquierda y centro***) obtenidas con radiaciones de energía ligeramente distinta; se obtiene entonces una imagen (***derecha***) que muestra sólo las arterias coronarias de un corazón de cerdo mantenido* **in vitro**. *En el segundo método de visualización (***fila inferior***) se registran dos veces las señales de resonancia magnética procedentes de los muslos: en la sístole, cuando la velocidad del flujo es alta (***izquierda***), y en la diástole, cuando es baja (***centro***). La diferencia (***derecha***) revela las arterias femorales.*

Dos nuevos métodos de visualización de los vasos sanguíneos prometen reducir, cuando no eliminar, los riesgos que comporta la angiografía habitual por rayos X. Uno de ellos, desarrollado por E. Barrie Hughes, Edward Rubenstein, Robert Hofstadter y sus colegas, en la Universidad de Stanford, constituye una extensión de la denominada angiografía digital de substracción. En ésta, el paciente se somete a una doble sesión radiográfica tras habérsele inyectado en el torrente circulatorio la solución yodada. Las dos exposiciones, separadas por unas pocas milésimas de segundo, difieren en la energía de los rayos X proyectados: una se efectúa con radiación ligeramente superior a la de máxima absorción por parte del iodo y la otra con una energía ligeramente inferior a ésta. Se registran por métodos digitales las intensidades de los rayos X que atraviesan al paciente en cada exposición y se restan. Se logra así que desaparezca el tejido no vascular al reconstruir las imágenes.

El equipo observó que en el laboratorio de radiación de sincrotrón de Stanford se producía radiación X de energías e intensidades especialmente adecuadas para la aplicación de su técnica. Se trata de una radiación electromagnética intensa que emiten las partículas dotadas de carga (en este caso electrones) a las que se obliga, mediante imanes, a seguir trayectorias curvas a velocidades próximas a la de la luz. De esa radiación se extraen dos haces de rayos X, finos y laminares.

Los investigadores del equipo han alcanzado con esa técnica sensibilidades extraordinarias. Se obtienen angiogramas con concentraciones de iodo en sangre muy inferiores a las requeridas por los métodos habituales. En efecto, basta la inyección intravenosa del agente contrastante, en lugar de la cateterización habitual, para administrar la cantidad suficiente de iodo a las arterias que se quiera fotografiar.

Van J. Wedeen y sus colegas, del Hospital General de Massachusetts, han desarrollado otro método de visualización, con mayores posibilidades de aplicación inmediata. Se sirve de un sistema de obtención de imágenes por resonancia magnética que ya existe en el mercado y elude la necesidad de inyectar agente contrastante. Cuando se someten los núcleos de hidrógeno a un pulso de ondas de radio bajo la influencia de un campo magnético intenso, emiten una señal característica, denominada señal de resonancia magnética. En la amplitud, frecuencia y fase de la señal influye, entre otros factores, el movimiento del material portador de los núcleos resonantes. Así, los sistemas de obtención de imágenes por resonancia magnética pueden distinguir los vasos por los que corre la sangre.

Las imágenes de resonancia magnética convencionales despliegan los vasos cual estructuras seccionadas en el interior de una lámina delgada. Wedeen y sus colaboradores reprogramaron el sistema de visualización para que la estructura tridimensional del cuerpo entero se proyectara sobre un plano imagen. Sin embargo, en esas circunstancias las señales de resonancia de los tejidos del volumen proyectado enturbian las que son características de la sangre circulante.

Para obviar ese problema, el equipo aplicó una táctica similar a la empleada en la angiografía digital de substracción. Registraron la señal de respuesta de resonancia magnética, que es sensible a la velocidad, emitida al contraerse los ventrículos del corazón, cuando la sangre circula a alta velocidad, y la sustrajeron de la señal obtenida durante el llenado de las cámaras cardiacas, cuando la velocidad de la sangre es menor. Los tejidos situados por delante y por detrás se anulan y sólo aparecen las estructuras que registran un cambio de la velocidad de la sangre en el transcurso del ciclo cardiaco: las arterias.

Espumas acuosas

Las aplicaciones de estos materiales son múltiples; algunas, sorprendentes. Sin embargo, la facultad de un líquido acuoso para convertirse en una masa espumosa requiere un equilibrio de fuerzas poco comprendido aún

James H. Aubert, Andrew M. Kraynik y Peter B. Rand

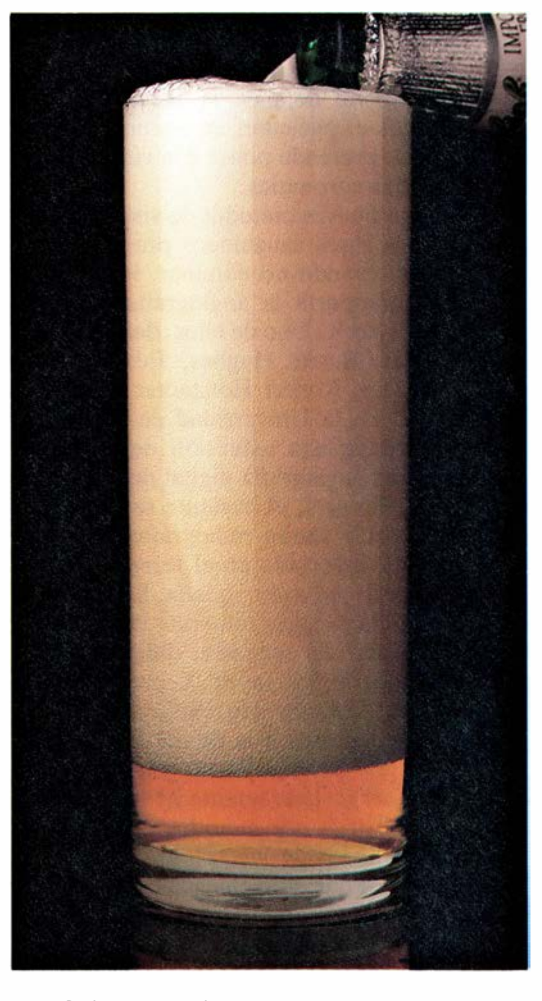
La espuma de un champú, de una crema de afeitar o de un vaso de cerveza constituyen otros tantos ejemplos de materiales comunes con propiedades singulares. Todas estas sustancias son espumas acuosas, forma no permanente de la materia en la que un gas, generalmente aire, se encuentra dispersado en una aglomeración de burbujas separadas entre sí por películas delgadas de un líquido constituido fundamentalmente por agua. Aunque las espumas acuosas han sido objeto de investigación científica desde el siglo XVII, queda todavía mucho por conocer acerca de los complejos fenómenos químicos y físicos que se producen, incluso, en una sola burbuja espumosa.

Al igual que sucede con cualquier otra forma de materia, una espuma acuosa mantiene su configuración únicamente en el caso de que no pueda transformarse espontáneamente en una estructura de menor energía. En el caso de la espuma dicha energía incluye la energía del gas que contienen las burbujas de la espuma, la energía química de las sustancias que constituyen las películas de líquido que forman las paredes de las burbujas y, sobre todo, la tensión superficial, es decir, la energía de las superficies de las películas. Las moléculas situadas en la superficie de las películas poseen más energía que las situadas en su interior; en consecuencia, dichas superficies son termodinámicamente inestables. Expresado en otras palabras, las espumas se "esfuerzan" siempre en ajustar los detalles de sus estructuras intrincadas de forma tal que la extensión total de sus películas sea la menor posible.

Sin embargo, todas las películas se enfrentan a una barrera energética. A medida que el líquido abandona la película, tornándola más delgada, aparecen fuerzas superficiales que se oponen a que prosiga el proceso. Estas fuerzas pueden ser de naturaleza eléctrica o estructural, originadas en este segundo caso por la ordenación que las superficies imponen sobre las moléculas de la película. Las fuerzas en cuestión se producen como consecuencia de la presencia de ciertas moléculas conocidas con el nombre de agentes tensoactivos ("surfactantes"); estas moléculas favorecen la aparición de espuma en el líquido considerado. Cuando las fuerzas destructoras y conservadoras están en equilibrio, las películas de la espuma se vuelven metaestables, es decir, resultan estables para pequeñas perturbaciones. Este complejo equilibrio tiene consecuencias importantes. Por ejemplo, todos los bebedores de cerveza habrán observado que, tras llenar una jarra, el volumen de la espuma disminuye y, al mismo tiempo, el volumen del líquido aumenta. No obstante, posiblemente pocos bebedores de cerveza sepan que, cuando la espuma se reduce y el volumen del líquido aumenta, las burbujas que permanecen en la espuma responden al balance de fuerzas cambiando de esferas a poliedros.

Tensión superficial y agentes tensoactivos

Las espumas acuosas están constituidas, generalmente, en un 95 por ciento, de aire, y solamente en un 5 por ciento de líquido; importa señalar, además, que el 99 por ciento de este líquido suele ser agua. El 1 por ciento restante está constituido por agentes tensoactivos y otros aditivos tales como alcoholes y polímeros. Gracias a estos aditivos muchos productos manufacturados ordinarios (tales como el champú, la crema de afeitar y la cerveza) proporcionan una cantidad controlada de espuma, fundamentalmente por motivos estéticos. En cambio, muchas espumas acuosas se tratan cuidadosamente con el fin de que cumplan una misión específica. Entre estas misiones se pueden incluir la lucha contra incendios, la supresión de polvo, el tratamiento de cosechas y otras aplicaciones más sorprendentes. En este sentido, las espumas acuosas se están utilizando para reducir la violencia de las explosiones. El trabajo de los autores en el campo de las espumas acuosas se inició hace cinco años, cuando comenzaban una investigación en los Laboratorios

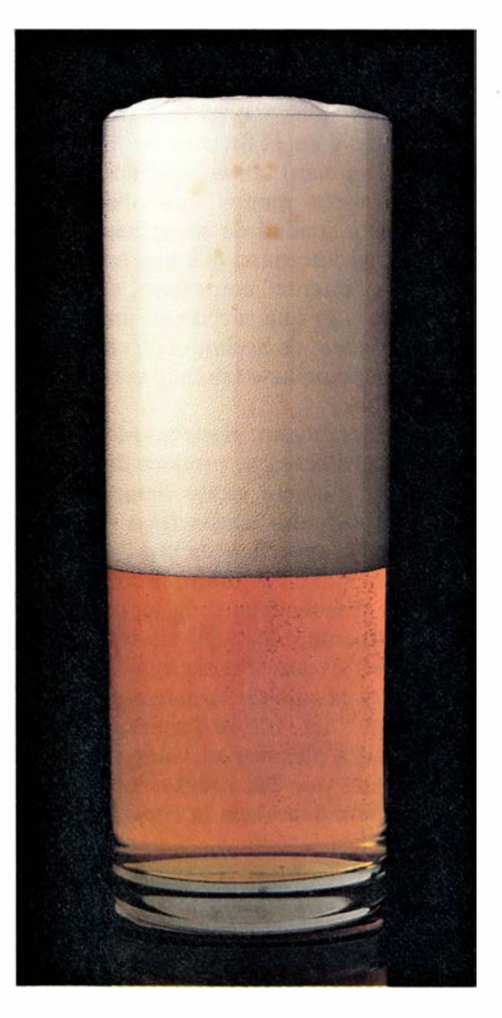


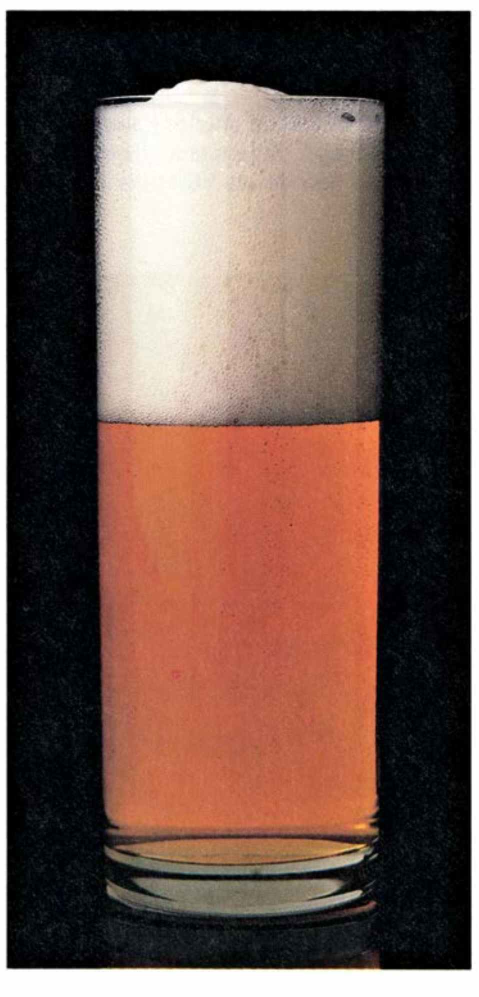
1. HISTORIA TEMPORAL de una espuma acuosa. Se completa en menos de una hora en el caso de la espuma que se forma en un vaso de cerveza. La espuma se forma cuando el dióxido de carbono disuelto en la cerveza retorna al estado gaseoso y genera burbujas separadas entre sí por las películas del líquido acuoso. Al principio, dichas películas son gruesas,

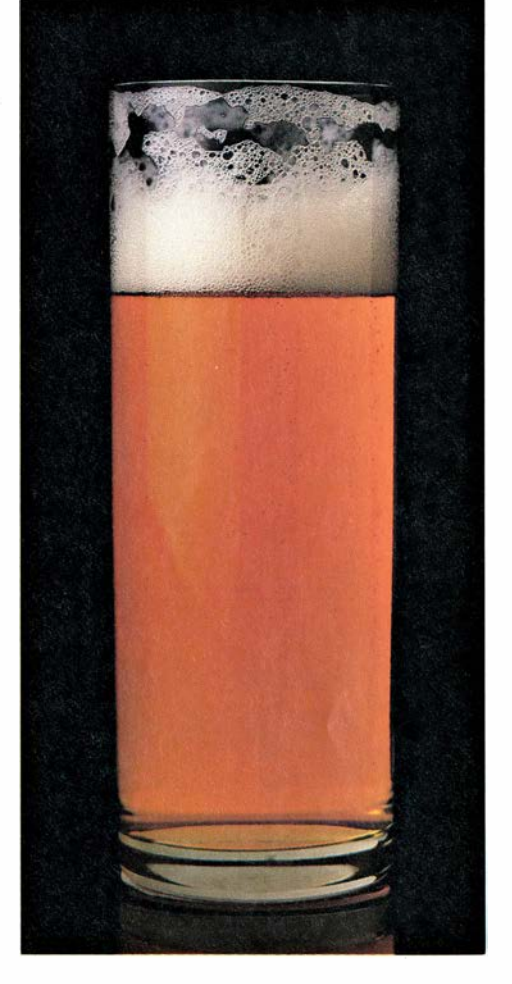
Nacionales Sandia acerca de la utilización de espumas acuosas en pozos geotérmicos.

Dos factores gobiernan la capacidad de un líquido para producir espuma (bajo la influencia, por ejemplo, de una agitación mecánica). El primer factor es la tensión superficial. Entre las moléculas que constituyen un líquido existen fuerzas atractivas; en realidad, son estas fuerzas las que dan lugar a que el estado líquido exista. Las principales fuerzas son de naturaleza eléctrica y se originan a partir de las cargas individuales o dipolos (distribuciones permanentes de carga) sobre las moléculas del líquido. Incluso en el caso de moléculas no polares y sin carga, actúan ciertas fuerzas eléctricas conocidas como fuerzas de Van der Waals, debido a que la "capa" electrónica de cada molécula está sufriendo constantes perturbaciones que producen concentraciones ocasionales de carga positiva o negativa. El resultado final es la existencia de una atracción eléctrica entre las moléculas. Las moléculas situadas en el interior del líquido tienen entornos idénticos en todas direcciones; en consecuencia, estas moléculas resultan atraídas isotrópicamente por sus vecinas, es decir, con igual intensidad en todas direcciones. Por el contrario, las moléculas situadas en las proximidades de la superficie del líquido tienen pocas vecinas (o ninguna) más próximas aún a la superficie; por tanto, son atraídas preferentemente hacia el interior del líquido. En virtud de este hecho, para mover una molécula desde el interior del líquido hasta la superficie se necesita realizar cierto trabajo contra las fuerzas del líquido. De ahí que la energía de la superficie sea mayor que la del interior. Las fuerzas moleculares no equilibradas en las proximidades de la superficie se ponen de manifiesto en forma de tensión superficial o energía superficial. Estos términos se utilizan indistintamente cuando queremos referirnos al hecho de que cualquier incremento del área de la superficie (es decir, el desplazamiento de moléculas hacia la superficie) requiere un consumo de energía.

El segundo factor esencial en la creación de espuma es la presencia de impurezas. Un líquido puro no puede formar una espuma metaestable: la formación de espuma exige la presencia de una sustancia tensoactiva. En el caso de una espuma acuosa, las moléculas tensoactivas son de dos grupos químicos cuya solubilidad en agua es muy diferente. Uno de los grupos es hidrófilo, es decir, muy soluble en agua; el otro es hidrófobo, muy insoluble en agua. Algunos grupos hidrófilos típicos son el OH, CO_2Na y SO_3K; el grupo hidrófobo más importante es la cadena de hidrocarburo C_nH_{2n+1}. La actividad de tal impureza depende del tamaño de estos grupos y de sus solubilidades relativas. Como consecuencia de sus diferentes solubilidades, los agentes ten-







el contenido líquido de la espuma es elevado y el nivel de la cerveza líquida es consecuentemente pequeño. Sin embargo, al igual que todas las demás espumas, la de la cerveza es metaestable, es decir, su existencia es limitada: sus películas presentan una gran superficie, lo cual es termodinámicamente desfavorable. Por otra parte, la acción de la gravedad separa el líquido de la espuma. Si no se ponen en juego otros factores desestabilizadores, las películas se reducirán hasta alcanzar un espesor estable respecto a toda reducción ulterior, gracias a la acción de ciertas fuerzas eléctricas y químicas. Además, las moléculas existentes en las películas muy delgadas pueden orientarse formando filas que no se descompondrán sin consumir energía. Y todavía existen otras fuerzas. Por ejemplo, la presión en las burbujas pequeñas es mayor que la presión en las grandes y, así, el gas tiende a difundirse desde las burbujas pequeñas hacia las grandes. Algunas burbujas menguan en tamaño, en tanto que otras se unen entre sí. Mientras, el agua se evapora. La espuma va reduciendo su espesor y acaba desapareciendo.

soactivos se acumulan en las superficies. En particular, los grupos hidrófobos se acumulan en la interfase aire-agua. Para las moléculas tensoactivas la superficie no es tan energéticamente desfavorable como lo es para las moléculas de agua. Por tanto, la tensión superficial disminuye. Sin esta reducción, el líquido no podría evolucionar desde su estado inicial, en el que la superficie libre es mínima, hasta un estado espumoso, en el que la miríada de películas hace que la superficie del líquido sea considerablemente mayor.

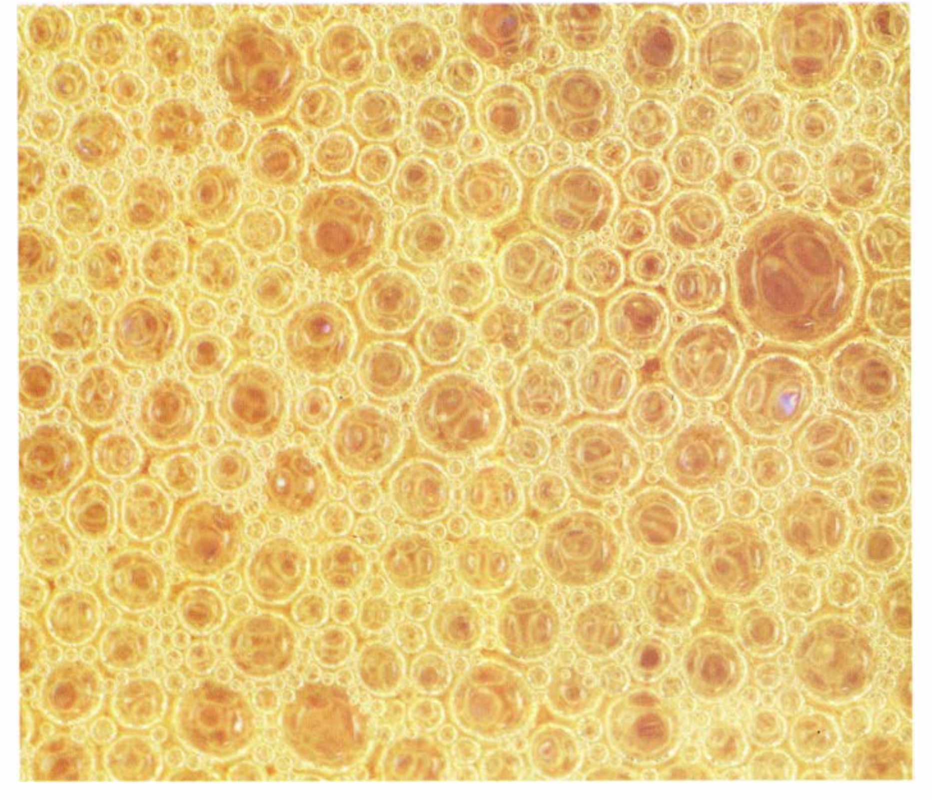
Sin embargo, la solubilidad de las moléculas tensoactivas tiene un límite; cuando éste se alcanza (en una masa líquida o en la película individual de una espuma), la tensión superficial ya no puede disminuir más, debido a que las moléculas tensoactivas que se añaden al líquido no pueden incorporarse a la solución. En lugar de ello, las moléculas tensoactivas empiezan a asociarse entre sí de maneras curiosas, dando lugar a la formación de micelios dinámicos; estos micelios son agregados subsuperficiales de moléculas tensoactivas en los que los grupos hidrófobos de algunas moléculas se van agrupando con el fin de disminuir su contacto con el agua que las rodea. Las moléculas tensoactivas pueden constituir también una fase de cristal líquido en la que las moléculas se ordenan de forma bastante rígida en una determinada dirección, pero son libres de moverse en otras direcciones.

Estabilidad de las espumas

Cuando un líquido ha producido espuma, el problema que se plantea es saber si ésta subsistirá durante un tiempo apreciable. Para un físico, la capacidad de soportar las perturbaciones es una prueba de que el sistema es estable. Las espumas no constituyen una excepción. Como ejemplo vamos a considerar una "espuma" conceptual sencilla, constituida por dos burbujas individuales conectadas mediante un tubo. La tensión superficial de cada burbuja origina una fuerza dirigida hacia el interior. (Se puede suponer que dicha fuerza se origina en las moléculas situadas en la superficie de la burbuja, atraídas hacia el interior debido a que la superficie se encuentra en un estado de energía mayor.) Esta tensión resulta compensada por la presión del aire encerrado en la burbuja. Dado que las dos burbujas están unidas entre sí, sus presiones internas son iguales y sus diámetros idénticos. Supongamos que el diámetro de una de las burbujas fluctúa, alcanzando un tamaño infinitésimamente mayor, en tanto que la otra burbuja se contrae en la misma cuantía. La presión en el interior de la burbuja más pequeña es ahora mayor y, por tanto, el aire fluye desde ella hacia la burbuja más grande. En consecuencia, el tamaño de la burbuja menor disminuye todavía más y la presión en su interior aumenta de nuevo.

Esta secuencia destructora establece que la "espuma" constituida por dos burbujas es intrínsecamente inestable. Sin embargo, la presencia de moléculas tensoactivas estabiliza la espuma. La estabilidad tiene su origen en dos fenómenos relacionados, descritos en el siglo XIX, uno por el físico norteamericano J. Willard Gibbs y el otro por el físico italiano C. G. M. Marangoni. El efecto Gibbs se produce al estirar una película delgada que contiene moléculas tensoactivas en disolución. El estiramiento aumenta la superficie de la película y abre así la posibilidad de que lleguen a la superficie nuevas moléculas tensoactivas. Sin embargo, la tensión superficial aumenta. Cuando se alcanza el equilibrio (es decir, cuando las proporciones de moléculas tensoactivas en la superficie y en el interior del líquido ya no cambian), en la superficie del líquido existen menos moléculas tensoactivas por unidad de superficie. El efecto Gibbs determina que una película estirada "intente" contraerse, de forma análoga a lo que sucede en una membrana elástica; de hecho, el efecto Gibbs suele denominarse también elasticidad de Gibbs.

El segundo fenómeno, el efecto Marangoni, es transitorio y se produce debido a que se requiere cierto tiempo para que las moléculas tensoactivas se difundan hasta la superficie de una película recién estirada. Por tanto, la concentración de tensoactivos en la superficie es inicialmente muy baja y la tensión superficial es aún mayor que lo que prediría el cálculo de la magnitud del efecto Gibbs. La tensión disminuye lentamente hasta alcanzar el valor de Gibbs a medida que los agentes tensoactivos se difunden hacia la superficie y se equilibra la película. Cuando actúan conjuntamente, el efecto Gibbs y el efecto Marangoni tienden a estabilizar las fluctuaciones infinitesimales de las espumas. En nuestro ejemplo de una "espuma" de dos burbujas, la conjunción de ambos efectos incrementa la tensión superficial de la burbuja que se expande, aumentando su presión interna y forzando el retorno del aire a la burbuja que se contrae. En general, el efecto Gibbs y el efecto Marangoni estabilizan las películas de las burbujas



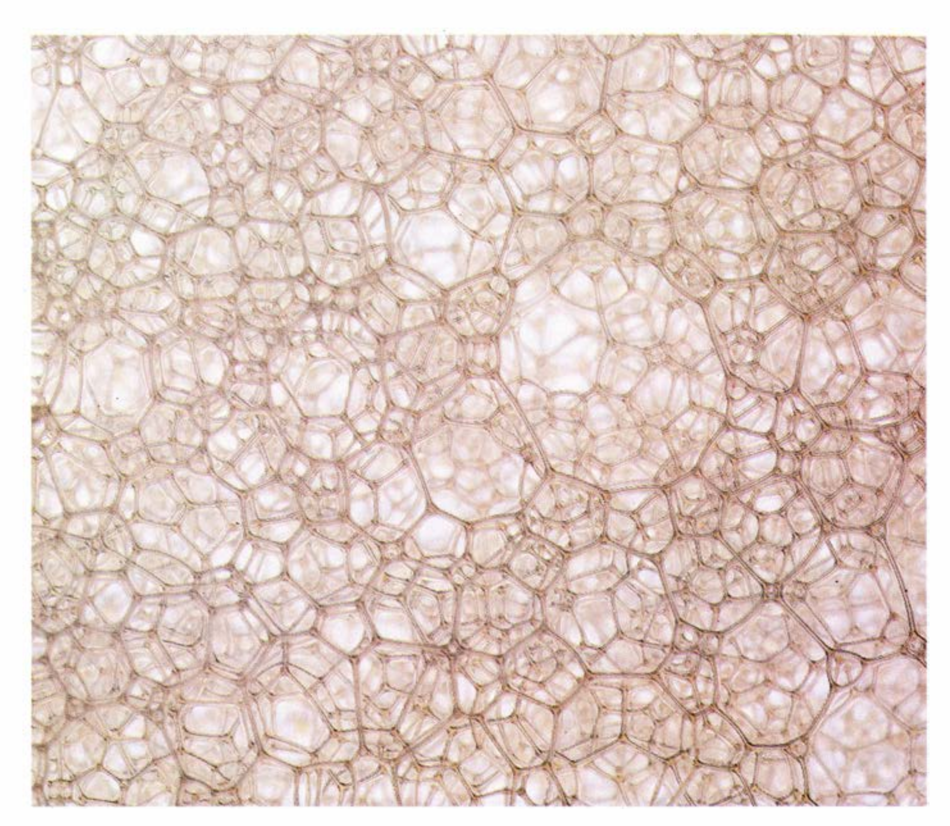
2. ESPUMA ESFERICA: constituye la fase inicial de la vida de una espuma acuosa. En esta fase la espuma es "húmeda": las películas de líquido que forman las paredes de cada burbuja son lo suficientemente gruesas como para que las burbujas no estén deformadas. Por tanto, cada burbuja, independientemente de las demás, restringe su superficie al mínimo, para un volumen dado, tomando forma esférica. Esta espuma fue fotografiada en un vaso antes de que transcurriera un minuto después de que la cerveza fuera escanciada.

con respecto a las variaciones infinitesimales de espesor. Cuando una fluctuación produce un aumento local de la superficie de una película, la tensión superficial aumenta a su vez; este aumento fortalece a la superficie ante una mayor fluctuación. La ausencia de elasticidad de Gibbs en un líquido puro constituye la principal razón por la que no forma espuma: las películas de la espuma de un líquido puro son inestables respecto a las fluctuaciones infinitesimales.

Morfología de la espuma

Como es natural, una "espuma" de dos burbujas no puede considerarse una representación adecuada de la estructura de una espuma acuosa real. En las espumas reales es necesario distinguir entre espumas "húmedas" y espumas "secas". En una espuma húmeda el contenido de líquido es elevado y, por tanto, las paredes de las celdas son gruesas. Como consecuencia, las celdas, suficientemente alejadas unas de otras, no resultan distorsionadas. De aquí que las celdas en cuestión sean esféricas, por la misma razón que lo son las gotas de agua: la tensión superficial determina que las burbujas aisladas (o las gotas) presenten una forma esférica, pues, de este modo, su superficie es mínima. A medida que el líquido abandona la espuma, es decir, a medida que la espuma se "seca", su geometría se torna más compleja. Ahora, las celdas, separadas entre sí por paredes más delgadas, sufren su influencia mutua. Y debido a ello, las burbujas esféricas se convierten en poliedros. De hecho, la denominación original de las espumas secas, introducida en 1953 por E. Manegold, de la Escuela Técnica Superior de Dresde, es *Polyederschaum*, espuma poliédrica. (La denominación original de las espumas húmedas es *Kugelschaum*, espuma esférica.)

Las propiedades físicas que determinan la geometría de una espuma poliédrica "seca" fueron estudiadas, hace un siglo, por el físico belga Joseph A. F. Plateau. En primer lugar, las películas individuales que constituyen las paredes de las celdas de la espuma son superficies lisas con curvatura uniforme. Una película es plana únicamente cuando la presión en las dos celdas adyacentes es idéntica; una película curva indica una diferencia de presión entre dos celdas adyacentes. La presión es mayor en la celda del lado cóncavo de la superficie. (La aplicación de esta regla a una burbuja esférica individual nos indica que la presión en el interior de la burbuja es mayor que fuera de ella.)



3. ESPUMA POLIEDRICA: constituye la fase intermedia de una espuma acuosa. En esta etapa la espuma es "seca": las películas del líquido son delgadas y las burbujas interaccionan entre sí, adquiriendo forma poliédrica. La espuma presenta ahora las propiedades geométricas que describió, hace ya un siglo, el físico belga Joseph A. F. Plateau. Cada película es una superficie suave, que sólo es plana en el caso de que las presiones en las dos burbujas adyacentes sean iguales. Las partículas se unen sólo en conjuntos de tres y bajo ángulos de 120 grados. La espuma fue fotografiada 10 minutos después de que la cerveza fuera escanciada.

En segundo lugar, el líquido de una espuma poliédrica se distribuye entre las películas y las llamadas fronteras de Plateau, es decir, los canales que se forman en los lugares donde se encuentran las películas. La curvatura de estas fronteras manifiesta que la presión en su interior es menor que la presión en las celdas y en las películas. La consiguiente "succión de las fronteras" tiene efectos desestabilizadores, puesto que tiende a retirar el líquido de las películas. El balance de fuerzas es tal que, en muchos casos, la mayoría del líquido de una espuma se encuentra en las fronteras de Plateau. Cuando tres películas forman una frontera de Plateau, los ángulos que determinan son idénticos e iguales a 120°, debido al equilibrio de las fuerzas de tensión superficial. Para lograr un equilibrio similar sería necesario que se unieran cuatro películas bajo ángulos de 90°, y así sucesivamente. En cualquier caso, en las espumas estables no se ha observado nunca la unión de más de tres películas en una frontera de Plateau.

Utilizando argumentos matemáticos complejos se puede demostrar que las fronteras de Plateau deben estar formadas por uniones de tres películas. Dichos argumentos se basan en dos consideraciones de partida: por un lado, la estabilidad de una espuma exige que la energía del sistema sea mínima y, por otro, las fuerzas que actúan sobre cualquier región de una espuma estable deben estar en equilibrio. La minimización de la energía y el equilibrio de fuerzas imponen además un tercer principio que gobierna la geometría de una espuma poliédrica: la unión de cuatro fronteras de Plateau tiene siempre la forma de un vértice de tetraedro, de manera que el ángulo que forman dos cualesquiera de las fronteras es igual al ángulo tetraédrico (109 grados).

Aunque en una espuma es fácil encontrar muchos ejemplos de los principios que determinan la geometría de una espuma poliédrica, todavía no se ha formulado una descripción matemática de una espuma tridimensional que cumpla las tres condiciones citadas anteriormente. El llenado de un espacio tridimensional por repetición de un poliedro regular determinado no es posible. El poliedro regular de 12 lados conocido como dodecaedro pentagonal se aproxima bastante a este requisito; de hecho, el empaquetamiento de dodecaedros pentagonales ha servido de modelo para estudiar las relaciones en-

tre contenido de líquido, tamaño de las celdas, espesor de las películas y curvatura de las fronteras de Plateau.

La principal limitación de este modelo consiste en que una espuma real no posee sólo películas con cinco lados semejantes a las caras de un dodecaedro pentagonal. Un poliedro irregular denominado betatetrakaidecaedro se aproxima mucho más a las formas de las películas que se encuentran realmente en una espuma; aún así, sus caras tendrían que deformarse para satisfacer los tres principios. Afortunadamente, los cálculos teóricos de muchas propiedades de las espumas no son muy sensibles a la geometría precisa de las celdas en el modelo matemático de una espuma. En consecuencia, las relaciones matemáticas basadas en geometrías sencillas pueden servir como aproximaciones válidas de una realidad escurridiza.

Fuerzas en películas delgadas

Hasta aquí hemos considerado las espumas acuosas como estructuras estáticas. Sin embargo, las espumas tienen una historia temporal, basada en los procesos que retiran el líquido de la espuma, transformando una espuma húmeda en otra seca, y en los procesos que mantienen la estructura de la espuma seca, aunque sólo sea durante un tiempo. Los actores principales de esta historia son las películas que constituyen la espuma.

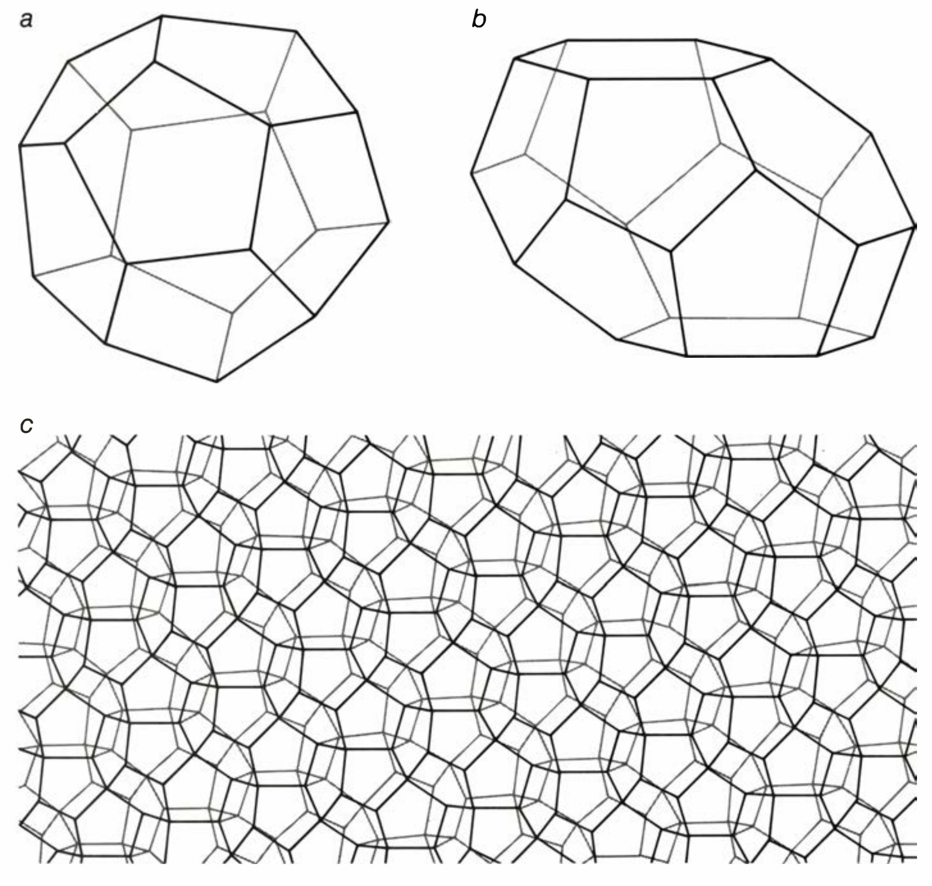
Cuando se forma una película (bien aisladamente, bien como parte integrante de una espuma), su espesor es bastante grande. La película pierde líquido por el drenaje debido a la succión que experimenta en las fronteras. Simultáneamente, si la película sobrevive durante algún tiempo, su espesor se reduce hasta el punto en que sus superficies empiezan a interaccionar. Antes de llegar a esta situación, la película tenía un espesor mucho mayor que el tamaño de las moléculas componentes y podía considerarse un líquido con dos superficies mutuamente independientes. Después, sin embargo, cada superficie "se da cuenta" de que la otra está próxima. En consecuencia, el modelo debe tomar en consideración la nueva situación.

Se han identificado diversas fuerzas que actúan sobre una película delgada. Entre estas fuerzas se cuentan (además de la succión en los límites) las fuerzas de Van der Waals, que tienden a desestabilizar la película, y las fuerzas electrostáticas y espaciales, que tienden a estabilizarla. Las fuerzas de Van der Waals, de corto alcance, que se ponen de manifiesto entre las moléculas sin carga, son la causa de la tensión superficial. Las fuerzas de Van der Waals globales que se producen entre dos cuerpos compuestos por muchas moléculas pueden ser también significativas. La acción de estas fuerzas globales da lugar a que las dos superficies de una película se atraigan entre sí; por tanto, estas fuerzas son desestabilizadoras, pues comprimen la película y producen su desecación.

Las fuerzas electrostáticas se ponen de manifiesto en una película delgada cuando el líquido posee moléculas cargadas en disolución y un tipo de carga, positiva o negativa, se sitúa de forma preferente en las dos superficies. En este caso, cada superficie cargada tiene una capa de cargas de signo opuesto subyacente a la misma. Si dichas capas se acercaran entre sí, como sería el caso si la película redujera su espesor, se repelerían mutuamente y evitarían que prosiguiera la desecación. En consecuencia, las fuerzas electrostáticas son estabilizadoras.

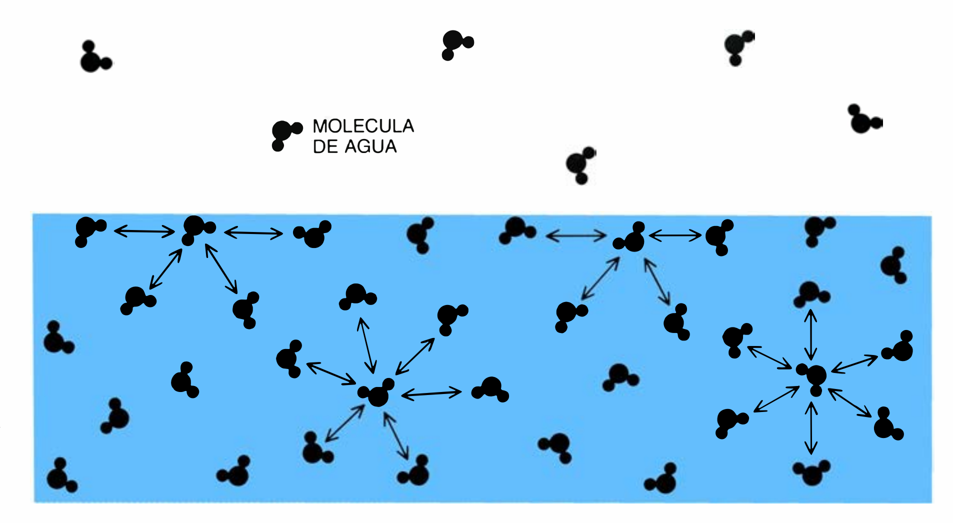
Finalmente, las fuerzas espaciales tienen su origen en la ordenación que las superficies imponen sobre las moléculas o las estructuras existentes en el interior de la película. La naturaleza de estas fuerzas no se conoce bien; en todo caso, parece claro que la proximidad a una superficie favorece el ordenamiento de las moléculas. Por ejemplo, se sabe que los cristales líquidos se pueden formar en una película delgada incluso en el caso de que ello no sea posible en un volumen grande de líquido. La presencia de cristales líquidos es importante en las fases finales de desecación de las películas delgadas. La última etapa puede ser lo que se denomina una película negra: una película más delgada que cualquier longitud de onda de la luz visible. Se cree que las películas negras están constituidas por moléculas tensoactivas situadas en las superficies de dichas películas, formando una estructura de cristal líquido de capa doble. Toda ordenación disminuye la energía de un sistema y, por tanto, las fuerzas espaciales son, en general, estabilizadoras.

Si las fuerzas que se oponen al de-



4. ESTE MODELO MATEMATICO de espuma acuosa poliédrica exige el empaquetamiento de un espacio tridimensional con repeticiones de un poliedro. Entre los poliedros regulares (aquellos cuyas caras tienen todas la forma del mismo polígono regular), el mayor éxito corresponde al dodecaedro pentagonal (*a*). Sus defectos principales radican en que su empaquetamiento deja algunos intersticios y en que no todas las películas de una espuma poliédrica real constan de cinco lados. Un poliedro irregular conocido como betatetrakaidecaedro (*b*, *c*) representa un modelo más real. Aunque no existe ningún modelo capaz de representar todas las propiedades de una espuma acuosa real, los utilizados permiten calcular las relaciones entre el contenido de líquido, el tamaño de las burbujas, el espesor de las películas y la geometría de las espumas.

secamiento continuado son suficientemente intensas, la película puede alcanzar un espesor para el cual sea metaestable. En este estado, la suma de las fuerzas termodinámicas que actúan sobre la película es cero, y todo ulterior decrecimiento de su espesor produciría un aumento de la energía del sistema. En tal caso, la película puede subsistir hasta que la actuación de otros mecanismos diferentes de la desecación originen su desaparición. Tres de estos mecanismos son la evaporación del líquido de la espuma, la difusión gaseosa desde las burbujas pequeñas hasta las burbujas mayores y la vibración mecánica. Las películas aisladas protegidas de la evaporación y la vibración pueden mantenerse durante años.



5. SE LLAMA TENSION SUPERFICIAL a la propiedad que hace que un líquido se resista a convertirse en espuma; resulta de la acción de fuerzas eléctricas atractivas entre las moléculas del líquido (agua en este caso). Las moléculas situadas en el interior del líquido son atraídas con igual intensidad en todas direcciones, en virtud de las fluctuaciones que presenta la distribución de la carga en las moléculas próximas. Las moléculas situadas junto a la superficie son, por contra, atraídas con mayor fuerza hacia el interior del líquido. En virtud de ello, desplazar una molécula hasta la superficie requiere el consumo de cierta cantidad de energía. El resultado es la tensión superficial, que representa la tendencia del líquido a reducir su superficie.

La tensión de una espuma

La historia temporal de una espuma acuosa desprecia un aspecto importante de estos materiales: sus propiedades mecánicas. Estas propiedades resultan sorprendentes, si tenemos en cuenta que el comportamiento individual de los constituyentes de una espuma (un gas y una disolución tensoactiva diluida) es absolutamente normal. Una espuma puede fluir, como un líquido, o permanecer en reposo bajo la acción de esfuerzos, como un sólido. Por ejemplo, la espuma de la crema de afeitar puede extenderse fácilmente; ofrece poca resistencia a fluir y da la impresión de que su viscosidad es muy baja. A pesar de ello, no basta la fuerza debida a la gravedad para que la crema fluya por la mano o la cara; la manifestación de lo que parece ser una baja viscosidad depende de la superación de un parámetro conocido con el nombre de tensión.

La base física de la tensión de una espuma puede explicarse mediante un modelo sencillo en el que se supone que las espumas están constituidas por un "panal" bidimensional de celdas hexagonales. Cuando todas las celdas son del mismo tamaño, el modelo satisface los criterios de Plateau para una espuma real. Supongamos que la espuma se somete a una fuerza de cizalla; su deformación bajo esta fuerza es normal en tanto en cuanto el volumen de cada celda se mantenga constante y las películas sigan uniéndose de tres en tres bajo ángulos de 120 grados. Como consecuencia de este proceso, se alcanza una deformación crítica, para la cual las celdas están tan deformadas que algunas de las fronteras de Plateau se han unido entre sí y las películas que había entre ellas han desaparecido. En cada unión tenemos ahora cuatro películas, lo que constituye una violación de todas las reglas. En esta configuración inestable la espuma se ha visto obligada a producir una cantidad de superficie energéticamente desfavorable.

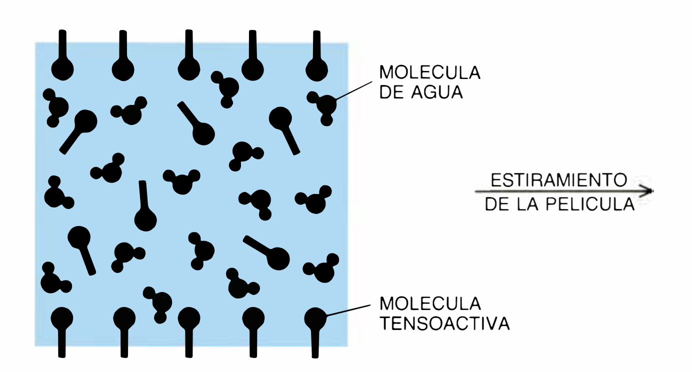
La estructura de la espuma sufre así una transición brusca hacia una nueva estructura, similar a los "panales" originales, salvo en el hecho de que las celdas están reordenadas: algunas de las celdas que anteriormente estaban unidas se han separado. Esta reordenación representa el flujo de la espuma y sirve, además, para definir la tensión. Este parámetro da la fuerza por unidad de superficie que corresponde a una deformación tal que las celdas saltan unas sobre otras para ocupar nuevas posiciones. Para películas secas, la tensión en cuestión resulta ser directamente proporcional a la tensión superficial de las películas e inversamente proporcional al tamaño de las celdas. Esta última característica no debería sorprendernos: la espuma de las cremas de afeitar, cuyas celdas son pequeñas, es mucho más consistente que las espumas de los jabones ordinarios, cuyas celdas son grandes.

La formación de espumas

Quizás el método más corriente para producir una espuma, aunque también el más caro, sea el que se utiliza en la fabricación de la cerveza, es decir, el método de los aerosoles. El proceso se inicia a partir de un líquido susceptible de formar espuma (agua y un agente tensoactivo) y un agente espumante: un gas –el isobutano– o un compuesto de fluor y carbono, disuelto en el líquido a presión elevada. (En el caso de la cerveza y las bebidas refrescantes, el agente espumante es el dióxido de carbono.) La espuma se produce espontáneamente al liberar la solución de su envase presurizado. A presión atmosférica, el agente espumante retorna al estado gaseoso y, por tanto, forma las celdas de la espuma.

En otro método, ampliamente utilizado, se obliga a que el líquido espumante y un gas fluyan a través de una columna rellena con obstáculos tan simples como bolitas de vidrio o lana de acero inoxidable. Sobre los obstáculos se forman pequeñas películas, y el flujo de gas origina la formación de burbujas a partir de estas películas. La técnica de columna rellena permite un control excelente de las proporciones de líquido y gas en la espuma. Una versión simplificada de esta técnica consiste en el paso del líquido y el gas a través de una simple conducción. Con una conducción suficientemente larga y velocidades elevadas se produce la formación de espuma.

Las espumas de baja densidad se pueden preparar mediante los llamados generadores "mecánicos" o por aspiración de aire. En los generadores mecánicos, el líquido espumante se envía sobre una pantalla de metal perforada, al mismo tiempo que un ventilador lanza una corriente de aire sobre la misma. El proceso se parece mucho a la forma en que se producen pompas de jabón con la ayuda de un aro. Mediante este método se pueden producir espumas cuya composición sea de una parte de líquido por mil partes de gas (en volumen). Los generadores de aspiración de aire son similares a éstos, pero no poseen ventilador; el flujo de

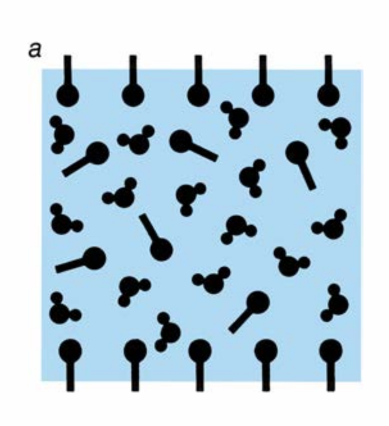


6. SE PRODUCE EL EFECTO GIBBS cuando se estira una película que contiene moléculas tensoactivas en disolución. El estiramiento produce mayor superficie que las moléculas tensoactivas pueden ocupar, desplazando al agua y reduciendo la tensión superficial. A pesar de ello, cuando su migración se ha completado, el número de moléculas tensoactivas por unidad de superficie es menor de lo que era en un comienzo. La tensión superficial aumenta y la película, a imagen de lo que sucede también en una lámina elástica tensa, "intenta" contraerse. Ese efecto se conoce también con el nombre de elasticidad de Gibbs.

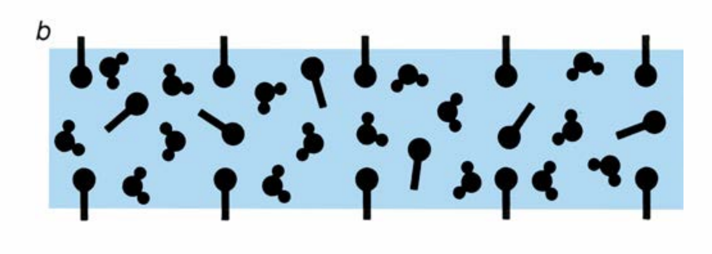
aire necesario para producir la espuma se provoca a través de la propia pulverización del líquido.

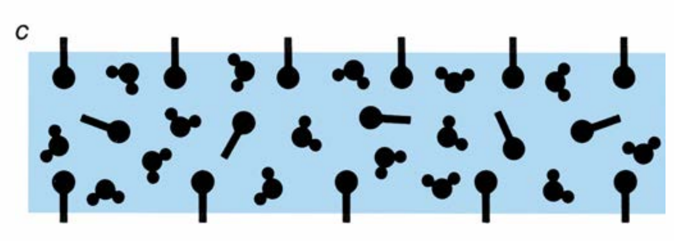
La densidad baja es, quizá, la propiedad más importante de una espuma. Por ejemplo, en la lucha contra incendios se utilizan generalmente dos clases de espuma acuosa de baja densidad. Las espumas de baja expansión, cuya densidad es del orden de 0,1 a 0,2 gramos por centímetro cúbico, se forman dotando a la boca de la manguera contra incendios con una boquilla aspirante de aire (es decir, una boquilla que inyecta aire en la corriente emergente de agua) y agregando al agua sustancias tensoactivas. La espuma resultante incrementa considerablemente el volumen efectivo del agua. Por otra parte, dado que los agentes tensoactivos reducen la tensión superficial, la capacidad del agua para humedecer las superficies aumenta (o lo que es lo mismo, se dificulta la formación de gotitas sobre dichas superficies).

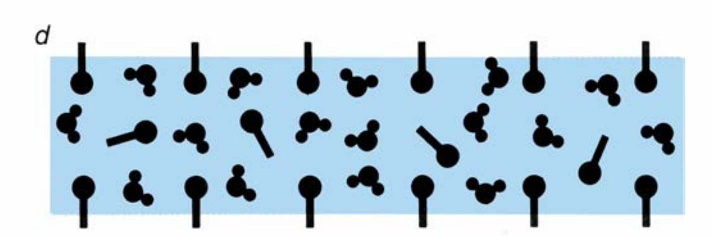
El otro tipo de espuma contra incendios, una espuma de expansión media o alta, cuya densidad varía entre 0,002 y 0,05 gramos por centímetro cúbico, no se produce mediante una boquilla modificada, sino mediante un generador mecánico o por aspiración de aire. Estas espumas se utilizan para combatir los incendios que se producen en espacios cerrados o inaccesibles. Son particularmente eficaces en barcos y en minas, debido a que una persona puede respirar fácilmente aunque esté cubierta con la espuma. Dado que la espuma contiene muy poca agua, su utilización en la extinción de incendios no produce los daños que origina el agua arrojada en la lucha contra incendios convencional. En consecuencia, los locales en los que se almacena papel o las salas de ordenadores son candidatos adecuados para la utilización de estos refinados sistemas de lucha contra incendios basados en la producción de espumas de alta expansión. En la actualidad, la aplicación más importante de las espumas contra incendios consiste, probablemente, en la extinción de incendios producidos en líquidos inflamables. En realidad, la espuma es el único sistema que se ha demostrado eficaz en la extinción de los incendios originados en los grandes depósitos de almacenamiento de líquidos inflamables. En estos casos, la espuma se suele inyectar en el fondo del tanque; la espuma asciende hasta la superficie del tanque y se extiende sobre ella.



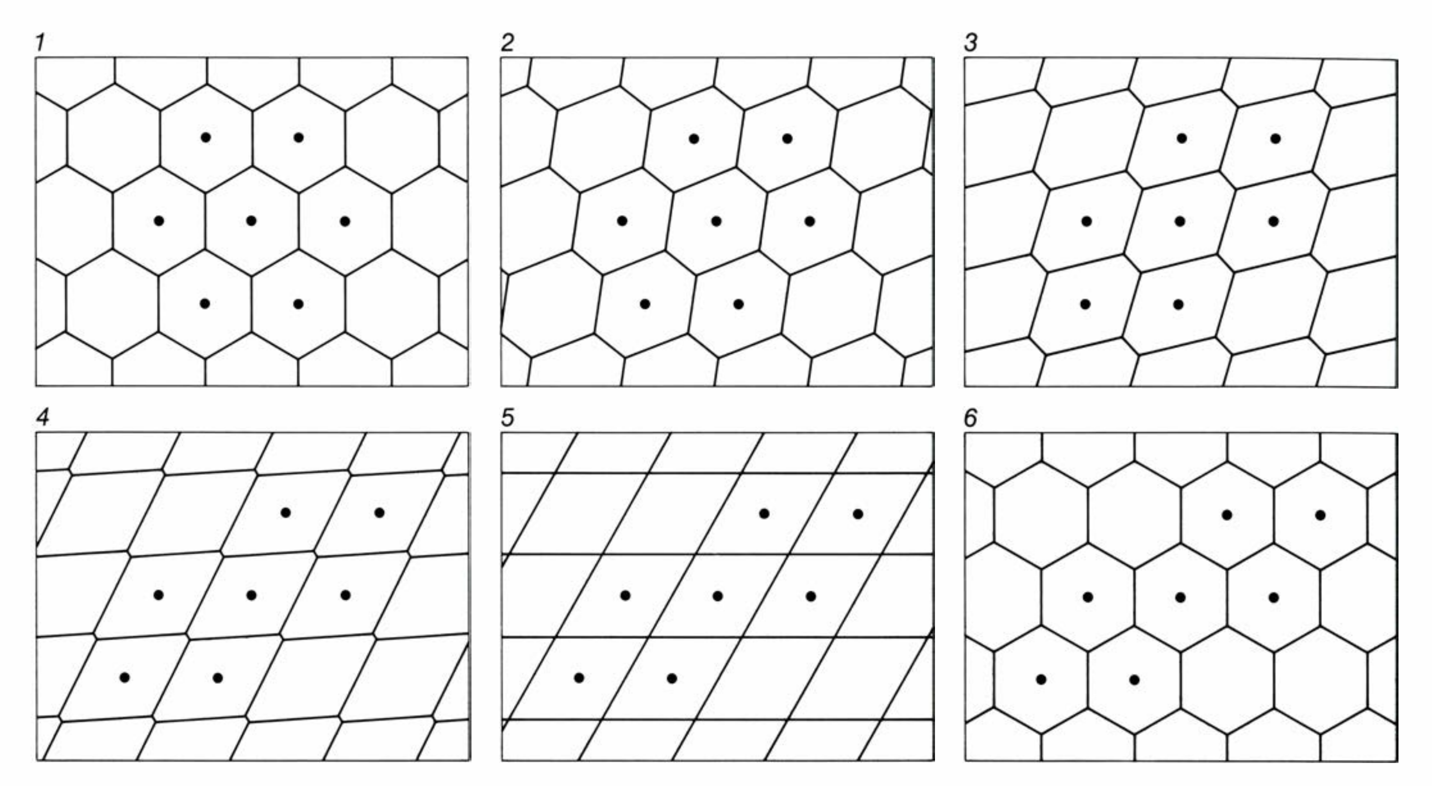








7. SE PRODUCE EL EFECTO MARANGONI porque se requiere cierto tiempo para que las moléculas tensoactivas se difundan hasta la superficie de una película recién estirada. Como consecuencia, durante algún tiempo, la tensión superficial de una película recién estirada es mayor que el valor correspondiente al efecto Gibbs (*fig. 6*). La actuación conjunta de los efectos Gibbs y Marangoni determina que, al aumentar ligeramente la superficie de una película en una espuma, en virtud de una fluctuación, se produzca un aumento de la tensión superficial, fortaleciendo la película frente a cualquier alteración posterior que se presentara. Los líquidos puros no pueden producir espuma debido, sobre todo, a que no son estables con respecto a dichas fluctuaciones.



8. FLUJO DE UNA ESPUMA: consiste en una reestructuración en la que las burbujas saltan unas sobre otras para tomar nuevas posiciones. En esta figura se representa una espuma mediante un "panal" bidimensional de celdas hexagonales (*1*). Bajo la influencia de una fuerza de cizalladura, esta disposición se deforma (*2-4*); sin embargo, las celdas mantienen su tamaño y las películas continúan reuniéndose de tres en tres bajo ángulos de 120 grados. Cuando se alcanza cierta tensión crítica, las películas se reúnen de cuatro en cuatro (5). Esta situación es inestable: la espuma se transforma inmediata y espontáneamente en una nueva estructura de panal (*6*). Los puntos representados sobre un conjunto de celdas muestran la variación de las posiciones relativas de estas celdas.

Las espumas se utilizan en la perforación de pozos de petróleo y gas natural con fines diversos. Por una parte, el agua que contienen los pozos debe extraerse precisamente para que el pozo pueda proporcionar los recursos energéticos. Si se mezcla un agente tensoactivo adecuado con el agua y se suministra un gas que forme burbujas en el fondo del pozo, el agua puede convertirse en espuma y extraerse del pozo.

Espumas para la recuperación de recursos

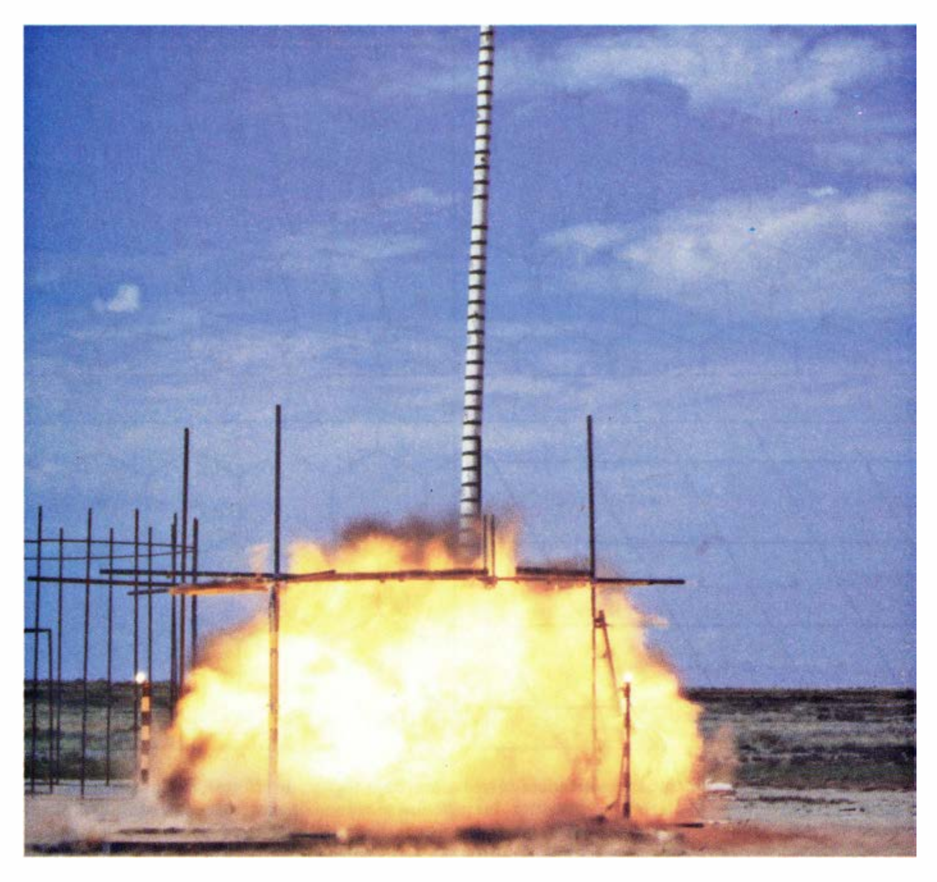
Algunos pozos atraviesan ciertas formaciones geológicas "a baja presión", tales como depósitos de gas agotados. El valor de la presión en estos pozos es menor que el de una presión de referencia denominada hidrostática: la presión de una columna de agua cuya altura es igual a la profundidad del pozo. El problema general de una perforación consiste en alcanzar un equilibrio entre la presión existente en la formación y el peso del fluido de perforación (en general, un lodo). El desequilirio en un sentido hace que el lodo contamine la formación; el desequilibrio en el otro origina un parón en la extracción. En el caso de una formación a baja presión, el fluido de perforación debe ser más ligero que el agua y, por tanto, la espuma resulta adecuada. Controlando la densidad de la espuma y la presión de inyección (que es independiente de la densidad) la presión en el fondo del pozo puede controlarse adecuadamente. La espuma satisface todos los requisitos que debe cumplir un fluido de perforación. No sólo extrae todos los desechos originados por la perforación del pozo, sino que es también capaz de hacer llegar a la superficie muestras no contaminadas de la formación existente en el fondo de un pozo agotado y muy profundo.

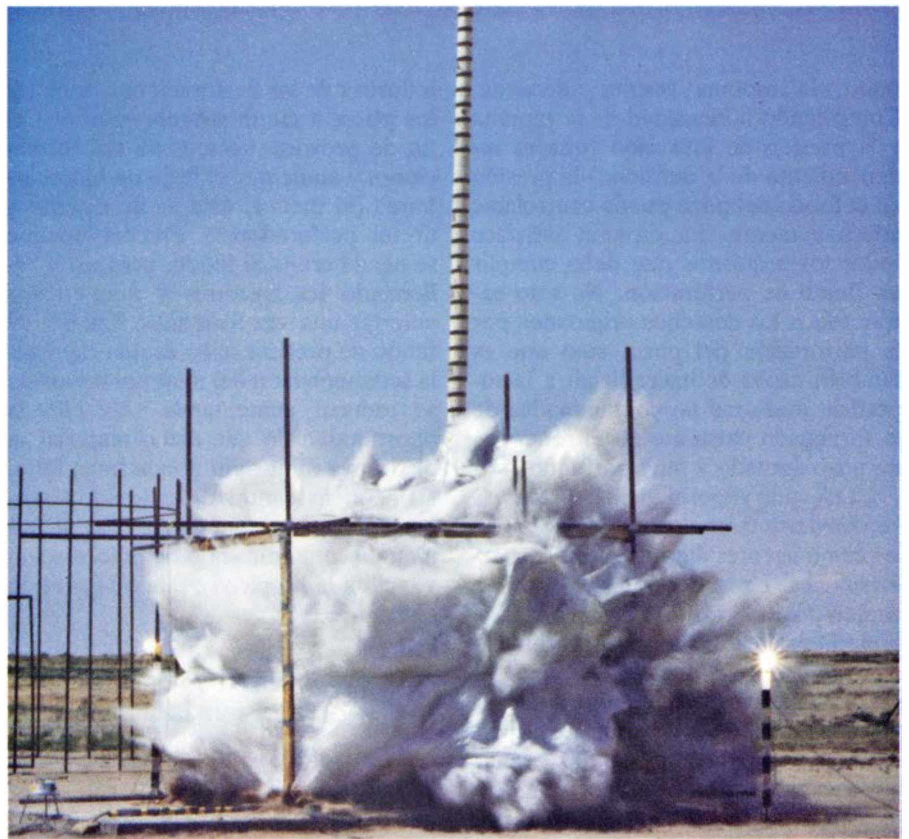
La elevada viscosidad de las espumas las convierte también en materiales útiles como agentes desviantes en las perforaciones. La extracción del petróleo contenido en las arenas bituminosas se suele llevar a cabo mediante la inyección de vapor de agua en el pozo. El vapor calienta el yacimiento y disminuye la viscosidad del petróleo, permitiendo que fluya desde las arenas hasta el pozo. Sin embargo, esta técnica presenta un inconveniente serio, consistente en la formación de canales que retienen el vapor. La inyección de espuma en estos canales devuelve el vapor hacia las arenas.

En una aplicación cada vez más generalizada, las espumas ayudan a los perforadores a fracturar las formaciones que contienen el petróleo o el gas natural. Es una práctica corriente, en la industria de las perforaciones, someter los pozos a cierta sobrepresión con el fin de provocar roturas en sus formaciones y aumentar el flujo de hidrocarburos (al menos, ésta es la esperanza de los perforadores). Frecuentemente se añade arena al fluido, para así ir rellenando las fracturas y mantenerlas abiertas una vez formadas. Cuando el fluido de presurización es una espuma, la sedimentación del material de sostén se reduce, aumentando con ello la oportunidad de que dicho material se distribuya mejor allí donde haga falta. La pequeña cantidad de líquido transportado por la espuma reduce al mínimo la contaminación de la formación y facilita la limpieza cuando la presión disminuye.

Espumas como agentes aprisionantes

Otra valiosa propiedad de las espumas acuosas radica en su capacidad para inmovilizar (es decir, aprisionar o atrapar) los tres estados de la materia: gases, líquidos y sólidos. Por una parte, las espumas pueden contener un material deseable. Por ejemplo, las espumas pueden ayudar a distribuir uniformemente un material, aunque se trate incluso de cantidades muy pequeñas. Los ejemplos caseros incluyen desde las espumas de acondicionamiento del





9. SOFOCAR UNA EXPLOSION constituye una singular aplicación de las espumas acuosas, sujetas a estudio por parte de las brigadas de desactivación de explosivos y los servicios de bomberos de todo el mundo. Estas dos fotografías corresponden a una explosión diferente de dos kilogramos de un explosivo potente conocido con el nombre de C4. Se llevaron a cabo en los Laboratorios Nacionales Sandia de Albuquerque, en el estado norteamericano de Nuevo México. En la segunda detonación, el explosivo se recubrió con veinte metros cúbicos de una espuma acuosa de baja densidad (0,005 gramos por centímetro cúbico). Se demostró que la espuma reducía la potencia de la explosión en un 90 por ciento aproximadamente. Parte de la energía de la onda de choque generada en la explosión se invierte en convertir la espuma en gotitas de agua de tamaño muy pequeño; y otra parte de dicha energía generada se disipa en la evaporación de dichas gotitas.

cabello hasta las espumas espermicidas. La industria textil las emplea para distribuir homogéneamente colorantes, resinas y otros agentes. La utilización de una espuma minimiza, ventajosamente, la cantidad de agua absorbida por el género. El secado de piezas húmedas exige tiempo y energía.

Por otra parte, las espumas pueden recubrir o aprisionar materiales indeseables. Un ejemplo obvio es el aprisionamiento de un material tóxico o de un líquido inflamable. La baja densidad, metaestabilidad y capacidad de recubrimiento de las espumas se usan en la limpieza de vertidos de material radiactivo. Importa aquí reducir al mínimo el volumen de material contaminado que resulta de la limpieza. Si el agente utilizado en la limpieza es una espuma acuosa de alta expansión, se puede descontaminar una gran superficie y, cuando la espuma desaparece, sólo resta un pequeño volumen de material contaminado. En algunas aplicaciones, la espuma retiene y distribuye a la vez. El tratamiento de las cosechas es un ejemplo: un agente químico adecuado se distribuye con la ayuda de la espuma y se mantiene allí donde su presencia es más beneficiosa.

Los procesos de separación física y química explotan actualmente la capacidad contenedora de las espumas. Como ejemplo de proceso físico podemos citar el enriquecimiento de un mineral mediante las técnicas de flotación espumosa. El mineral se tritura en forma de partículas muy finas y se mantiene en suspensión en una solución espumante. La agitación mecánica de este líquido originará la formación de espuma. El proceso de separación del mineral se basa en la distinta humectación de la fracción rica en metal y la fracción pobre en metal. La fracción pobre en metal suele ser hidrófila y, por tanto, se humedece con facilidad, tendiendo a hundirse. La fracción rica en metal, hidrófoba, tiende a flotar con la espuma. Unas 10^{12} toneladas métricas de mineral se tratan cada año en todo el mundo mediante la técnica de flotación espumosa. Un ejemplo de separación química lo tenemos en la separación de un colorante. Este proceso se basa en la utilización de una columna de fraccionamiento que contiene una espuma de baja densidad cuyas superficies atraen preferentemente a un colorante determinado.

Usos futuros

Algunas de las aplicaciones de las espumas son bastante insólitas. En un invernadero de la Universidad de Ari-

zona se utiliza una espuma acuosa de baja densidad para impedir que el calor escape durante la noche. Al igual que la mayoría de las espumas, las acuosas son buenos aislantes térmicos. Cada tarde se bombea la espuma entre las dos capas de plástico translúcido que forman el techo de la estructura. Al llegar el día, el calor del Sol hace desaparecer la espuma y el líquido resultante se recoge, a la espera de ser convertido de nuevo en espuma a la tarde siguiente.

En varios centros de investigación se está investigando la capacidad de las espumas para disminuir la presión originada por una explosión. Esta espectacular cualidad se basa en la destrucción de la espuma que rodea el explosivo. En particular, una parte de la energía de la onda de choque que produce la explosión se consume en convertir la espuma en gotitas diminutas de agua; otra parte de la energía se consume, a continuación, en evaporar estas gotitas. En total, una espuma puede llegar a consumir hasta un 90 por ciento de la energía generada por la explosión.

Las brigadas de desactivación de explosivos y los servicios de bomberos de todo el mundo están evaluando las posibilidades que ofrece esta propiedad. Las espumas pueden utilizarse también para atrapar las partículas que proyecta una explosión. En las minas de carbón, por ejemplo, se recubre con una espuma la pared de carbón que se excava mediante explosiones, con el fin de reducir la presión de la explosión en la dirección de los trabajadores de la mina y atrapar el polvo de carbón que se produce, bajando así la probabilidad de que tenga lugar la subsiguiente explosión de este polvo. En otra aplicación, el Ejército de los Estados Unidos está recubriendo con espuma los extremos de los cañones para comprobar la capacidad de la espuma en la atenuación del ruido producido por las detonaciones.

Las espumas acuosas han sido objeto de interés científico durante mucho tiempo, instado por los complejos fenómenos físicos y químicos que rodean esta forma de la materia caracterizada por la gran extensión de su superficie. En parte, al menos, este interés está evidentemente originado por la fascinación que nos producen las burbujas y las películas líquidas, tan bellas cuan efímeras. Esta última propiedad –la metaestabilidad de las espumas acuosas– señala la rareza de las espumas. Las aplicaciones tecnológicas de las espumas justifican plenamente nuestro interés por ellas.

El guepardo, en peligro de extinción genética

El animal terrestre más rápido libra la batalla por su supervivencia futura. Un antiguo cuello de botella poblacional le ha conferido tal uniformidad genética que la especie resulta extremadamente vulnerable a los cambios ecológicos

Stephen J. O'Brien, David E. Wildt y Mitchell Bush

El guepardo, una verdadera máquina de correr, constituye un modelo de ingeniería aerodinámica. Su cráneo es pequeño y ligero; sus patas, largas y delgadas, parecidas a las del galgo. Su corazón, sistema vascular, pulmones y glándulas suprarrenales son todos de grandes proporciones, lo que aumenta la capacidad del animal para acelerar y fintar durante una persecución a gran velocidad. Además, las garras del guepardo son semirretráctiles: siempre se hallan extendidas, como ejiones, a diferencia de las garras de otras especies de la familia Félidos, que normalmente son retráctiles y las cubre una vaina protectora. Esas adaptaciones hacen del guepardo un cazador particularmente eficaz en las sabanas llanas y abiertas de Africa central y austral, donde su índice de abatimientos supera incluso al del león. Tras acechar a la presa, el guepardo inicia una persecución a alta velocidad (a menudo se le han cronometrado carreras de hasta 112 kilómetros por hora), abate a la presa perseguida lanzándose sobre ella o haciéndola tropezar y la mata rápidamente por estrangulamiento mediante sus fuertes mandíbulas de felino.

A pesar de las impresionantes cualidades del guepardo como corredor y cazador, la especie parece encaminarse a la extinción. La especie actual (*Acinonyx jubatus*) se extendía antaño por el mundo entero, mientras que hoy el área de distribución del guepardo se limita a unos pequeños reductos africanos. En todo el mundo no quedan probablemente más allá de 20.000 ejemplares.

¿Cómo explicar la marcha del guepardo hacia su extinción? Nuestras investigaciones, desarrolladas durante los últimos cinco años, sugieren que la especie ha perdido variabilidad genética. Una intensa endogamia registrada hace varias generaciones ha convertido a los guepardos en individuos casi idénticos entre sí. Desde que Charles Darwin escribiera *El origen de las especies*, hace un siglo, resulta demostrado que la uniformidad genética dificulta la capacidad de una especie para adaptarse a diversas perturbaciones ecológicas, como los cambios de temperatura, sequías, glaciaciones o la aparición de nuevos virus o bacterias. La teoría darwiniana de la selección natural predice que los individuos bien adaptados a un ambiente dejarán más descendientes que los peor adaptados al mismo. Cuando la variabilidad genética de una especie es escasa, resulta poco probable que entre sus componentes se cuenten muchos miembros cuyos rasgos determinados genéticamente estén capacitados para soportar cambios ecológicos; en ese caso, la especie no compite bien por su supervivencia en condiciones cambiantes, y corre peligro de extinguirse.

Como podría haber predicho Darwin, la endogamia ha dejado en el guepardo caracteres tan poco adaptativos cuan adaptativa es su esbelta estampa. La especie es vulnerable a la enfermedad y su tasa de mortalidad infantil es muy elevada, cifrándose en el 70 por ciento en algunas reservas de animales salvajes. Además, aunque el guepardo sea el mamífero más rápido del mundo, sólo puede correr unos pocos cientos de metros. Tras incrementar el ritmo respiratorio de 60 a 150 respiraciones por minuto durante una persecución típica, el animal se siente desfallecer y hasta media hora después no recupera su vigor. Durante ese tiempo queda expuesto al ataque o, cuando menos, a perder su botín. En realidad, aunque no se hallen exhaustos, los guepardos son unos defensores de sus presas bastante tímidos: hasta un 50 por ciento de los animales que cazan les son arrebatados por leones, leopardos y hienas, más agresivos.

Nuestra investigación de las causas del ocaso del guepardo se inició en 1981, después de que Frank Brand, director de los Parques Zoológicos Nacionales de Sudáfrica, nos invitara, como representantes del Parque Zoológico Nacional de los Estados Unidos, a cooperar en el estudio de un problema aparentemente muy concreto: ¿por qué costaba criar guepardos en cautividad? Los resultados iniciales de ese esfuerzo cooperativo aportaron las primeras pruebas de que la dotación génetica del guepardo pudiera ser limitada y nos estimuló a explorar en detalle la situación genética del mamífero.

El problema de Brand era muy claro. En 1971 los Parques Zoológicos iniciaron un programa de cría de guepardos en el Centro De Wildt para la Cría y la Investigación del Guepardo, cuyas instalaciones están cerca de Pretoria. Diez años después el centro era el primero del mundo en número de descendientes, pero les preocupaba la baja fecundidad del animal y la elevada tasa de mortalidad infantil (37 por ciento).

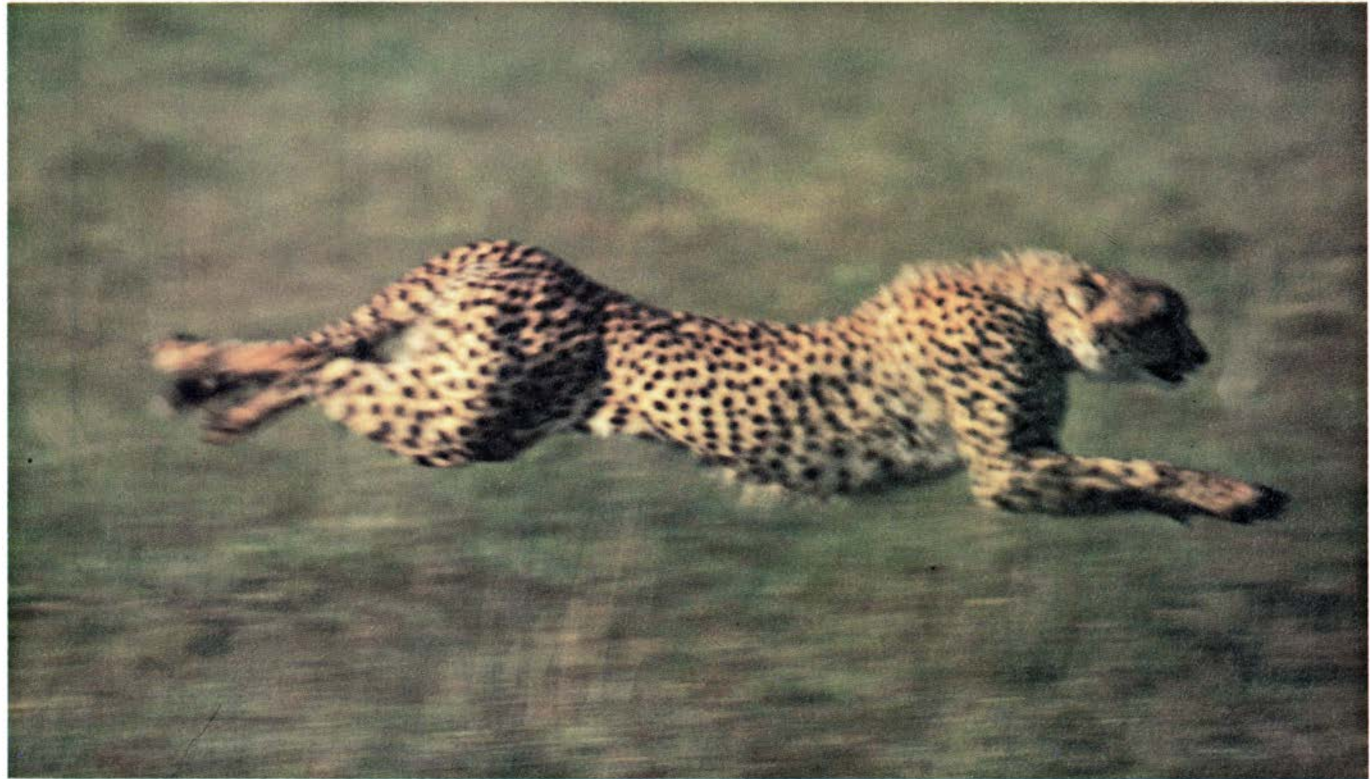
En realidad, la historia de los fracasos en la cría de guepardos en cautividad se remontaba por lo menos a la época de Akbar el Grande, gobernador de la India del siglo XVI. (Akbar, que poseía 1000 guepardos, perteneció a la larga serie de potentados regios de tres continentes que criaron guepardos para la caza y como símbolos de su posición social.) Según las crónicas que redactara el hijo de Akbar, el gobernador derrochó esfuerzos para propiciar la cría, llegando incluso a dejar a sus ejemplares reales el libre uso de los jardines de palacio. Aun así, sólo consiguió una camada, la única nacida de guepardos cautivos que se haya regis-

trado hasta que nacieron cachorros en el zoológico de Filadelfia, en 1956.

Desde 1956 sólo han tenido éxito unos pocos programas de cría, y no más del 10 al 15 por ciento de los guepardos sexualmente maduros capturados en estado salvaje se han reproducido en cautividad. Tan baja fecundidad débese, con frecuencia, a intentos fallidos de apareamiento; pero incluso consumado éste, la tasa de concepción del guepardo es muy baja comparada con la de otras especies que crían en zoo, y alrededor del 30 por ciento de los cachorros que nacen en cautividad mueren antes de los seis meses de edad.

Cuando llegamos a De Wildt para dar comienzo a nuestras tareas diagnósticas (análisis de semen y un estudio de la variabilidad genética), el centro contaba con unos 80 guepardos. La colonia se había establecido a partir de dos regiones distintas del Africa austral: Namibia (Africa Sudoccidental) y



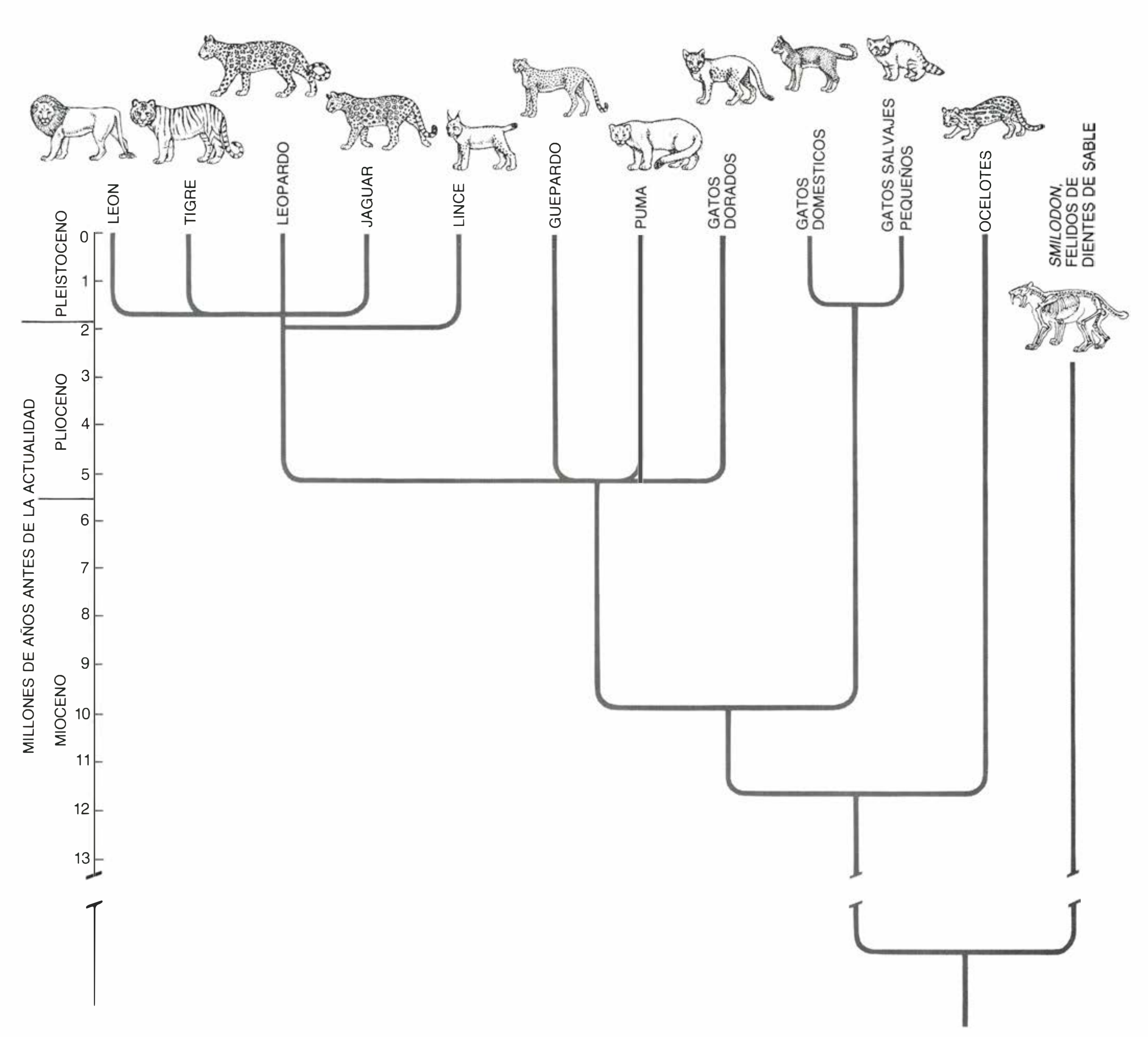


1. UN GUEPARDO, el corredor más veloz del mundo, lanzado a toda carrera. A menudo se le han cronometrado velocidades de 112 kilómetros por hora; durante una persecución el guepardo se halla en el aire la mitad del tiempo y, partiendo del reposo, alcanza en pocos segundos los 80 kilómetros por hora.

la región septentrional del Transvaal, de la República Sudafricana. Las regiones están separadas por los 1500 kilómetros del desierto de Kalahari, distancia que hizo suponer a los cuidadores que los animales eran representantes de subespecies geográficas distintas.

Nuestro primer paso consistió en recolectar y analizar 40 muestras de semen de 18 machos, que difirieron notablemente de las de otras especies que habíamos estudiado. La concentración de espermatozoides era diez veces inferior a la habitual en los gatos domésticos, y la motilidad de los espermatozoides era asimismo significativamente inferior. Más sorprendente aún, la calidad de los espermatozoides era baja por norma. En una eyaculación media, alrededor del 71 por ciento de los espermatozoides tenían formas anormales, lo que contrastaba notablemente con la media del 29 por ciento que se registra en los gatos domésticos. Por ejemplo, los flagelos, que propulsan al espermatozoide, aparecían a menudo enrollados o doblados en ángulo recto, y muchas cabezas de espermatozoide eran demasiado grandes o demasiado pequeñas.

Los resultados de los estudios del semen revestían especial interés porque la inmensa mayoría de ese tipo de anomalías (en particular si su incidencia es tan alta) se asocian en otras especies a la infecundidad. En el toro, por ejemplo, el hallazgo de que el 10 o el 20 por ciento de los espermatozoides son anómalos indica que el animal es subfértil, si no estéril. Además, parece claro que la calidad de la morfología espermática se halla bajo estricto control genético; con frecuencia, entre animales de laboratorio o domésticos, el aumento de las anomalías morfológicas deriva de la endogamia. Los datos espermáticos que obtuvimos en De Wildt proporcionaron la primera pista de la situación apurada en que se encuentra el guepardo.



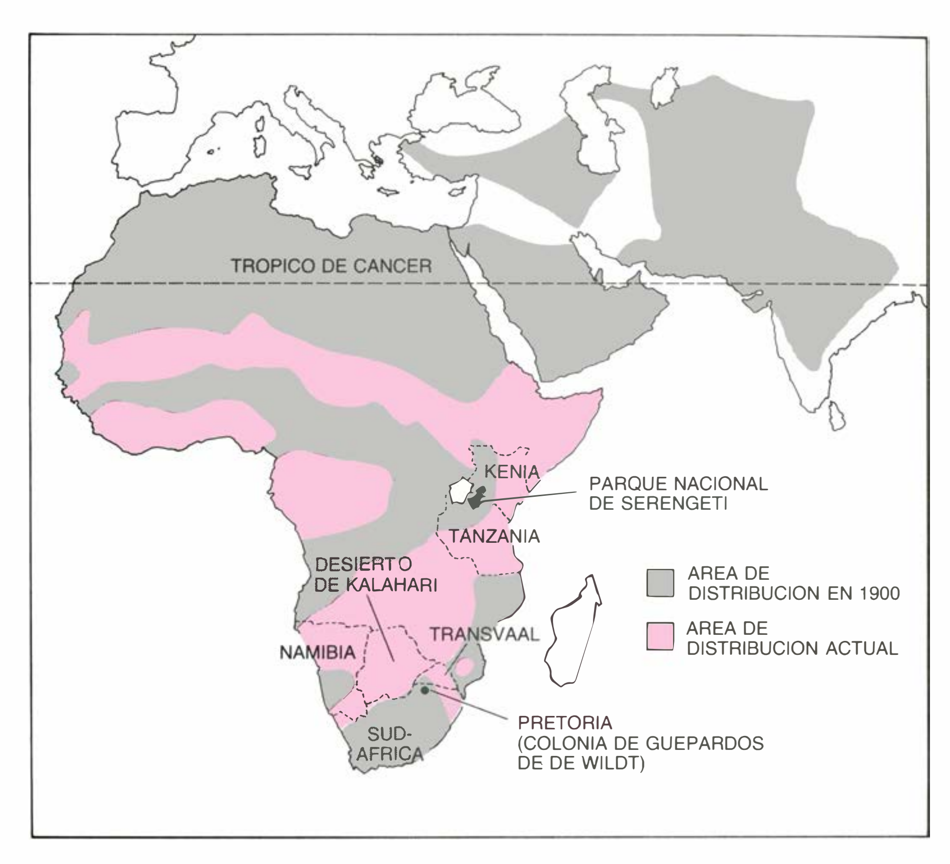
2. ARBOL EVOLUTIVO de la familia Félidos, que ilustra el parentesco de las aproximadamente 37 especies que existen en la actualidad. El registro fósil indica que varias familias de tigres de dientes de sable aparecieron en el Mioceno (hace entre 20 y 30 millones de años) y posteriormente se extinguieron; un género, *Smilodon*, persistió hasta hace 10.000 años. Los felinos modernos iniciaron su radiación a partir de otros félidos hace unos 12 millones de años. La rama más antigua condujo a los gatos sudamericanos, de tamaño pequeño y medio, entre los que se cuentan el ocelote y el margay. La segunda rama se escindió hace de ocho a 10 millones de años, y lleva al gato doméstico y sus parientes. La tercera rama surgió hace unos cuatro a seis millones de años y condujo, primero, a la estirpe panterina (que incluye los gatos dorados, el puma, el guepardo y el serval) y a una bifurcación entre el lince y los grandes félidos modernos. Este árbol evolutivo se basa en análisis de la proteína albúmina de especies modernas de felinos; sus diferencias entre especies informan de las distancias filogenéticas.

Para evaluar la extensión de la variabilidad genética en los guepardos de De Wildt extrajimos sangre de 50 animales y mandamos analizar en Estados Unidos las proteínas (en su mayoría enzimas) de las muestras de células sanguíneas y del plasma; se empleó la electroforesis en gel, procedimiento habitual en el estudio de la variabilidad genética. Para entender el procedimiento deben antes conocerse ciertos hechos básicos de los mecanismos de la herencia genética.

Cada animal recibe, en la concepción, una doble dotación de cromosomas, una procedente de la madre y otra, análoga, del padre. En consecuencia, los genes de un cromosoma poseen un alelo, o pareja, que reside en su cromosoma homólogo y al que le corresponde la misma función que a ellos, por ejemplo dirigir la síntesis de una proteína. Unas veces, los alelos heredados de ambos progenitores para un *locus* determinado del cromosoma son homocigotos, o idénticos, y otras son heterocigotos, o diferentes. Un individuo que posea alelos heterocigotos para una proteína determinada producirá dos versiones de dicha proteína.

Al efectuar un análisis electroforético convencional de muestras de sangre, los investigadores aíslan las proteínas de la sangre, las colocan sobre un gel y las someten a un campo eléctrico que insta a las proteínas a moverse por la matriz del gel. Las proteínas que sean exactamente iguales (producto de genes idénticos) recorrerán la misma distancia en el gel. Las variedades de una misma proteína (producto de genes que codifican polipéptidos en cuya estructura aparece alterado un aminoácido) emigran a posiciones distintas. Las proteínas se visualizan por medio de una tinción específica, lo que permite comparar el recorrido de las moléculas y determinar el grado de variabilidad genética de un mismo individuo o cotejar individuos distintos [*véase la figura 6*].

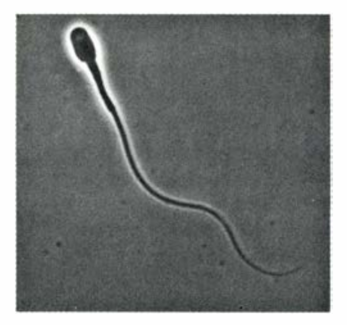
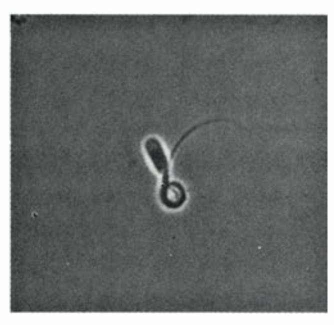
Nuestro estudio electroforético de los guepardos de De Wildt arrojó un resultado sorprendente. No existía variación en las 52 proteínas examinadas: todos los guepardos eran electroforéticamente idénticos entre sí, hecho absolutamente insólito. En estudios electroforéticos similares efectuados en más de 250 especies durante las dos últimas décadas se ha comprobado que del 10 al 60 por ciento de los genes son polimórficos (presentan más de una forma electroforética), y que del 1 al 36 por ciento de los *loci* genéticos de un individuo promedio son heterocigotos. Los genes de los guepardos eran monomórficos (tenían una sola forma para cada proteína) y, por consiguiente, eran homocigotos en todos los *loci* de la proteína. Tan sorprendente nivel de monomorfismo genético es raro en poblaciones naturales. Al igual que nuestros análisis de semen, recordaba la homogeneidad genética que se detecta en especies que son endógamas de intento, como determinados ratones de laboratorio.

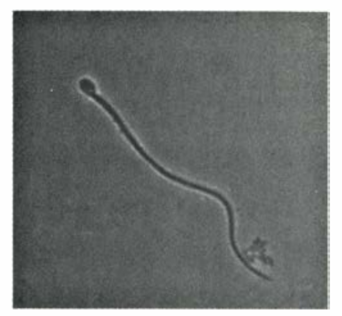


3. AREA DE DISTRIBUCION del guepardo en la actualidad (*color*) y a finales del siglo pasado (*sombreado*). En 1900, el área de distribución del guepardo actual, *Acinonyx jubatus*, se extendía por Africa, Oriente Medio y la India. Hoy ha dejado de ser una especie de amplia distribución: sólo se encuentra en Africa central y austral. Las estimaciones del número de guepardos vivos van de los 2000 a los 25.000 ejemplares. Se han encontrado fósiles de *A. jubatus* en Europa, Asia, Africa y Norteamérica. También se han recuperado fósiles de al menos otras tres especies extintas de guepardos: *A. pardinensis*, guepardos gigantes que vivieron hace quizá cuatro millones de años en China, India y Europa meridional; *A. intermedius*, una especie de menor tamaño que se distribuía por toda Eurasia, y *A. trumani*, parecido al puma y que vivía en Estados Unidos.

En nuestra búsqueda cada vez más refinada de algún indicio de variabilidad genética adoptamos un enfoque algo distinto para el análisis de las proteínas: la electroforesis en gel en dos dimensiones. Al igual que la técnica empleada en nuestros estudios enzimáticos, en este método se analiza también el movimiento de las proteínas por un gel, pero se evalúan simultáneamente centenares de proteínas. Pedimos a David Goldman y Carl R. Merril, del Instituto Nacional estadounidense de Salud Mental, que examinaran proteínas de los fibroblastos (células del tejido conjuntivo) de seis guepardos sudafricanos no emparentados, procedentes de zoológicos estadounidenses y europeos. Aunque se les descubrió unas pocas proteínas variantes, la frecuencia de polimorfismo en las 155 proteínas analizadas resultó ser bajísima: del 3 por ciento, es decir, menos de un tercio de lo habitual en poblaciones humanas estudiadas por la misma técnica.

Ese perfil de especie endógama en peligro genético lo corroboraron tres estudios adicionales, el primero de ellos una comparación entre los guepardos y otros felinos. Andrea Newman, alumna del laboratorio de uno de los autores (O'Brien), en el Instituto Nacional norteamericano del Cáncer (NCI), realizó un estudio electroforético exhaustivo de las enzimas de células sanguíneas de nueve especies de felinos residentes en zoológicos y reservas naturales de todo el mundo. Sus resultados revelaron niveles entre moderados y altos de variabilidad genética dentro de cada especie estudiada, entre las cuales figuraban algunas cuyas áreas de distribución se superponen con la del guepardo africano (leopardo, león, serval y caracal) y otras cuyas distribuciones no se superponen (tigre, ocelote, margay y gato doméstico). En



4. ESPERMATOZOIDES ABERRANTES detectados en animales del centro De Wildt para la Cría del Guepardo, junto a un espermatozoide de forma normal (*extremo izquierdo*). Entre las muchas y sorprendentes anomalías observadas había (*de izquierda a derecha*): arrollamientos del flagelo, dobleces del segmento intermedio y reducción del tamaño de la cabeza. El descubrimiento de que los guepardos presentaban una elevada incidencia de espermatozoides anómalos proporcionó el primer indicio de que los problemas de reproducción del guepardo eran de naturaleza fisiológica y podían tener explicación genética.

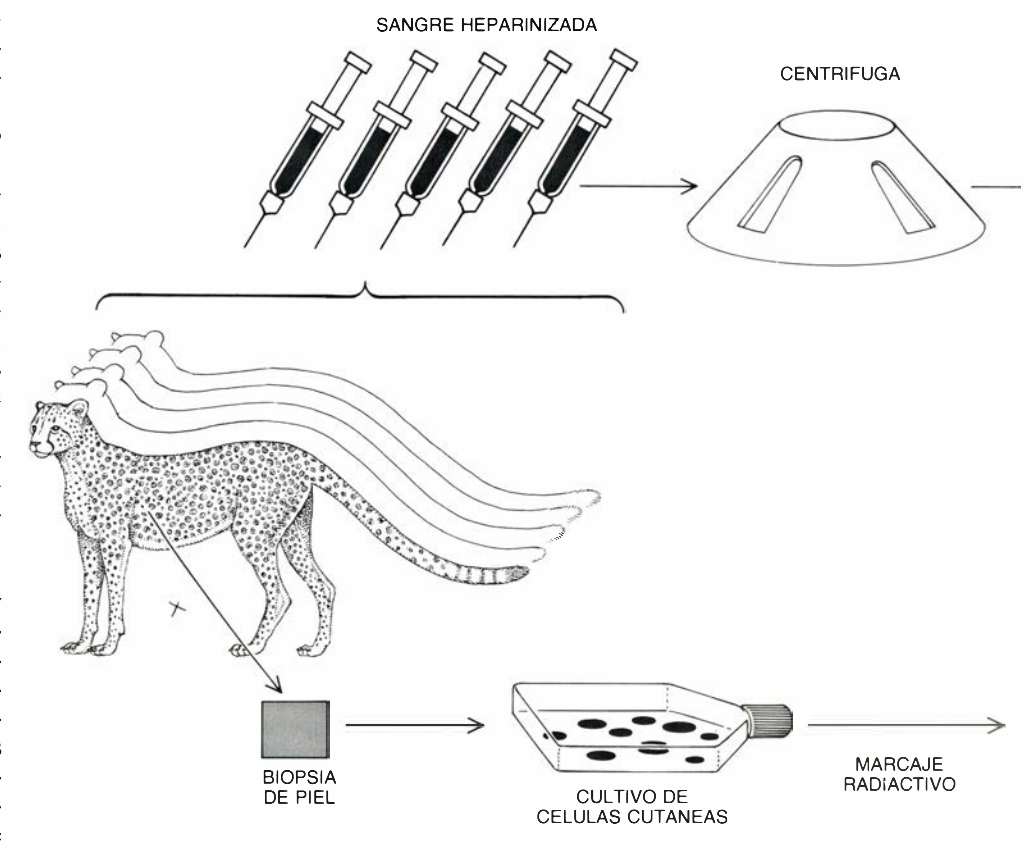
otras palabras, el escaso nivel de variabilidad genética de los guepardos que habíamos estudiado adquiría perfiles de excepcionalidad incluso entre sus congéneres felinos.

El segundo conjunto de datos se recabó del análisis de rasgos morfológicos de un grupo de cráneos de guepardos africanos conservados en museos norteamericanos. Estimamos la variabilidad morfológica de acuerdo con un parámetro denominado asimetría fluctuante: el grado en que difieren de tamaño en un mismo individuo ciertos rasgos que habitualmente son imagen especular unos de otros, como los lados derecho e izquierdo del cráneo. En varias especies se ha encontrado que aumenta el grado y la incidencia de la asimetría por efecto de la endogamia, aunque no se conoce bien de qué modo se produce.

Robert K. Wayne, becario postgraduado en nuestro laboratorio del NCI, investigó la asimetría fluctuante en los 33 cráneos propiedad de museos y comparó los resultados con las medidas tomadas a leopardos, margays y ocelotes, que eran especies que (a partir de los resultados de Newman) sabíamos que poseían una gran variabilidad genética. Los cráneos de los guepardos mostraron, efectivamente, un nivel de asimetría superior que los de las otras tres especies de felinos.

Nuestro tercer conjunto de datos (y asimismo el más alarmante) procedía de un estudio diseñado para determinar si el guepardo ofrecía variabilidad en el complejo mayor de histocompatibilidad (MHC). El MHC es un complejo *locus* genético de los mamíferos que dirige la síntesis de antígenos que se alojan en la superficie de la mayoría de las células. Los antígenos se comunican con los linfocitos *T* (leucocitos circulantes) durante la respuesta inmunitaria ante un agente infeccioso o células aberrantes de aparición espontánea, como las tumorales. Los antígenos del MHC son también responsables del rechazo inmunológico de injertos que sigue a un transplante de tejidos o de órganos cuando el donante y el receptor poseen distintos antígenos MHC. Durante los últimos 50 años, el sistema MHC del hombre y de ratones, ratas, perros, caballos, chimpancés y otras especies ha sido objeto de numerosos estudios.

El MHC es el *locus* más polimórfico de los mamíferos. En realidad, el complejo es un racimo cromosómico que tiene tres grupos de *subloci* funcionalmente distintos, denominados clase I, II y III. En los seres humanos, el *sublocus* MHC de la clase I está formado por tres genes, cada uno de los cuales puede generarse a partir de más de una docena de variedades alélicas de la dotación génica. En consecuencia, el número de combinaciones posibles para el *sublocus* de la clase I de un cromosoma humano es elevado (más de 12^3) y, muy baja (inferior a una en 10.000), la probabilidad de que dos individuos dados posean la misma combinación. Otras especies de mamíferos gozan de un polimorfismo extremo semejante. Las principales excepciones son estir-



5. DOS METODOS ELECTROFORETICOS para medir el grado de variabilidad genética en los guepardos. En uno de ellos (*arriba*) se trata sangre fresca con heparina para que no coagule y para separar sus componentes por centrifugación. Las enzimas solubles de las muestras se someten entonces a electroforesis: se exponen a un campo eléctrico que hace que migren a través de un gel, después de lo cual se visualizan

pes endógamas de ratones que se crían de intento para obtener homocigotos en sus genes MHC; esos ratones aceptan injertos cutáneos entre miembros de la misma estirpe, pero no entre los de estirpes diferentes.

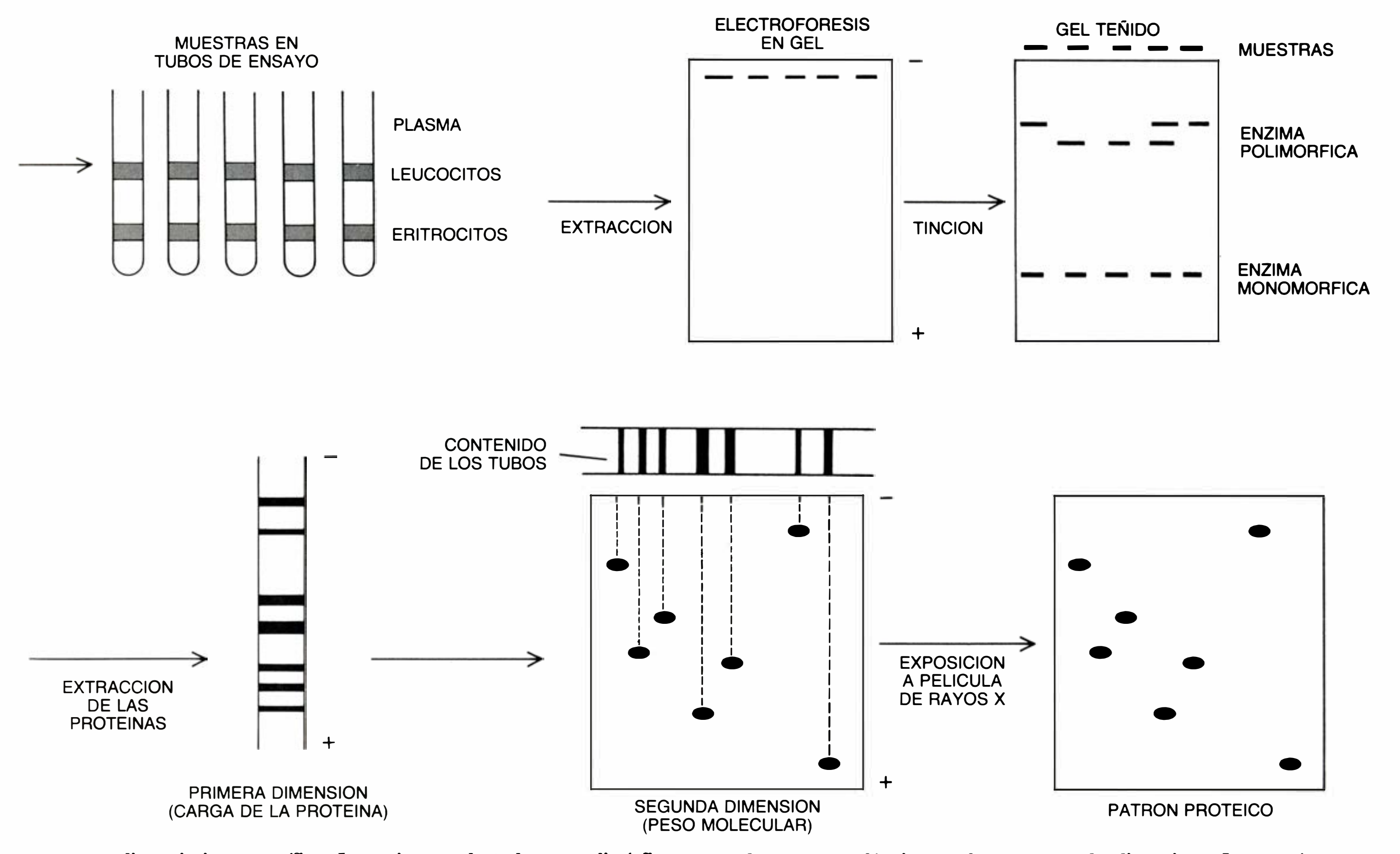
Para determinar el polimorfismo del MHC del guepardo injertamos tejido cutáneo entre los dos miembros de siete parejas de guepardos de Africa austral: seis parejas no emparentadas y dos hermanos. De cada animal se extraía un pedazo de piel y se cortaba por la mitad. Una de las mitades se suturaba a un lecho preparado para recibir el injerto en el miembro receptor de la pareja: se practicaba un aloinjerto. La otra mitad se suturaba a un lecho receptor del animal del que había sido extraído: un autoinjerto. Después de la operación se examinaba a los animales y se limpiaban sus injertos dos veces por semana, durante unas ocho semanas, en el transcurso de las cuales se anotaba cualquier síntoma de rechazo.

En varias especies de mamíferos, entre las que se cuenta el gato doméstico, el tiempo medio de supervivencia de injertos cutáneos procedentes de un animal no emparentado es de unos 10 o 12 días; el rechazo en ese período se atribuye a diferencias en el MHC. El rechazo más lento, o crónico, es el resultado de las diferencias que puedan presentar otros *loci* de histocompatibilidad secundarios en aquellos casos en que existe identidad en el MHC. De ahí que, si un guepardo rechazaba un aloinjerto en el transcurso de los 10 o 12 primeros días, habría que concluir que los genes del MHC de los dos miembros de la pareja no eran idénticos.

De nuevo se manifestó la uniformidad genética de los guepardos, y de manera harto notable: todos los aloinjertos se aceptaron. La verdad es que resultaban indistinguibles de los autoinjertos en sus primeros 10 o 12 días. Tres aloinjertos experimentaron más adelante un rechazo lento, pero varios persistieron durante al menos 78 días, confundiéndose luego con la propia piel del receptor.

Para asegurarnos de que el fracaso en el rechazo de los aloinjertos era producto de la identidad del MHC y no de una incapacidad general del sistema inmunitario del guepardo para rechazar injertos hísticos, suturamos también piel de un gato doméstico en el lecho receptor de dos de los guepardos. En ambos animales el injerto del gato sufrió el clásico rechazo agudo entre los días 10 y 12, mientras que el autoinjerto y el aloinjerto sanaron y crecieron. No cabía duda: el sistema inmunitario de los guepardos sí lograba reconocer antígenos especificados por genes de MHC extraños. Ocurría, simplemente, que no había encontrado ningún antígeno extraño en los injertos de piel de guepardos supuestamente no emparentados.

Los guepardos de esos experimentos de injertos cutáneos (y asimismo los de todos los estudios que hemos descrito) evidencian un nivel de monomorfismo genético sin precedentes en ninguna especie exógama de mamífero. No obstante, existe una posibilidad que debe tenerse en cuenta antes de concluir de manera definitiva que los guepardos de toda Africa son prácticamente gemelos genéticos y producto de cruzamientos endógamos. Los estudios bioquímicos que aquí se han explicado se hicieron todos ellos con muestras de guepardos de Africa austral; la mayoría de los cráneos de guepardo que mostraban una asimetría elevada (señal de endogamia) habían sido recolectados de poblacio-



mediante tinciones específicas. Las enzimas producto de genes polimórficos corren hasta distintas posiciones, mientras que las que derivan de genes monomórficos ocupan posiciones iguales. En el segundo método (*abajo*) se exponen proteínas marcadas radiactivamente, procedentes de células cutáneas cultivadas, a campos eléctricos que las separan en dos dimensiones. Las proteínas se separan primero según su carga eléctrica y luego según su peso molecular. Finalmente, los geles se exponen a una película de rayos X, que revela la presencia de centenares de proteínas; sus posiciones pueden cotejarse entre guepardos.

nes de Africa oriental por Theodore Roosevelt y sus compañeros. Existe la posibilidad de que los guepardos de Africa oriental y central, aunque posiblemente sean endógamos cada cual por su cuenta, posean dotaciones génicas algo distintas de las de los guepardos australes. No somos muy optimistas a ese respecto, pero se trata de una posibilidad que estamos explorando.

Que la uniformidad genética amenaza la supervivencia de una población o una especie es algo reconocido desde que Darwin postulara su teoría de la selección natural. La variación genética constituye la materia prima de la evolución; la selección natural opera sobre la heterogeneidad genética en épocas de cambio ambiental o ecológico. Por ello sorprende que el monomórfico guepardo haya logrado persistir. Pero no lo ha hecho sin peligro. La teoría evolutiva predice que una especie con poca plasticidad genética resulta particularmente vulnerable en épocas de perturbación ecológica; en 1982 se demostró de forma palmaria que ello también valía para el guepardo.

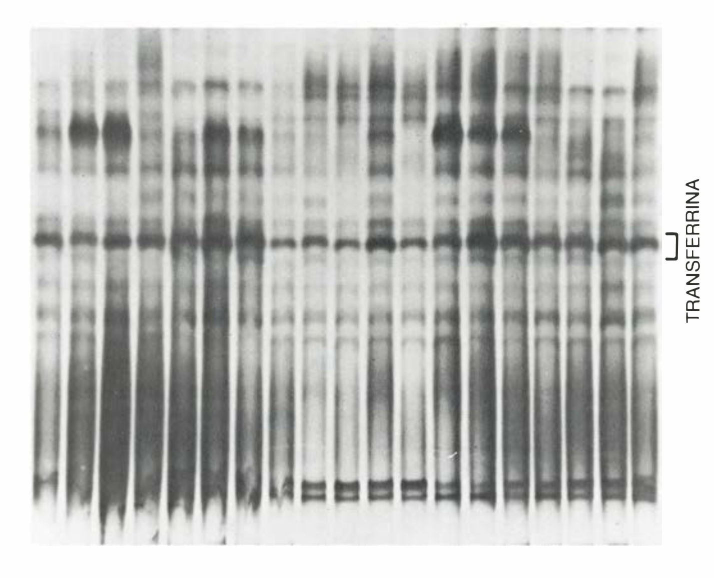
Una pareja de guepardos aparentemente sanos llegó (en concepto de préstamo para reproducción) al Wildlife Safari Park de Oregon, donde se desarrollaba uno de los programas de cría de guepardos más prósperos del mundo. A los pocos meses mostraron síntomas de fiebre, diarrea e ictericia y murieron semanas más tarde. Se determinó que la causa de la muerte era una enfermedad vírica denominada peritonitis infecciosa felina (PIF).

La enfermedad se extiende de forma fulminante por las colonias de gatos domésticos, pero rara vez mata más del 10 por ciento de los animales infectados. No fue así en el caso del guepardo. A los seis meses de las dos primeras muertes en el Safari Park, todos los guepardos del centro mostraban síntomas de PIF y, a finales de 1983, cerca de la mitad de los guepardos murió de una afección relacionada con la PIF. Esa epizootia (epidemia en animales) constituyó la respuesta más extrema a una infección vírica de PIF que se haya registrado jamás en ninguna especie. Desde entonces hemos sabido de epizootias de PIF similares en instalaciones para cría de guepardos de Irlanda, Canadá y Namibia.

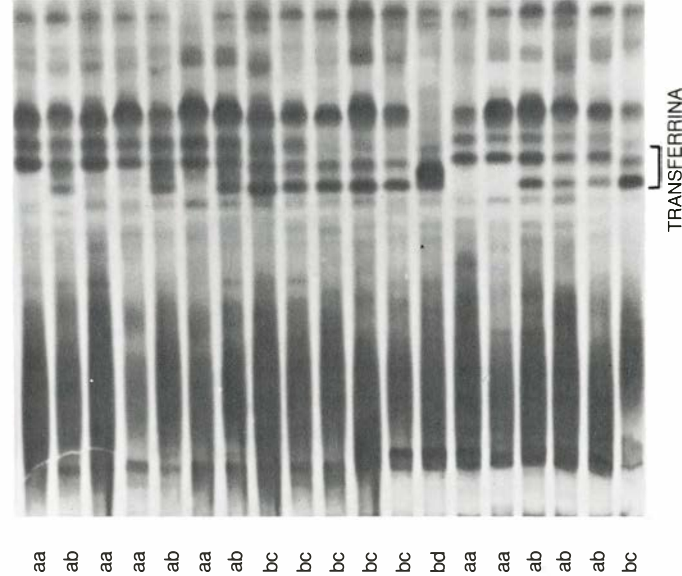
La primera explicación que se dio a la epizootia de Oregon fue que quizás ese virus de PIF fuera una cepa particularmente virulenta, que atacó primero a los guepardos. La hipótesis no se sostuvo. Fracasaron varios intentos de transmitir la PIF a gatos domésticos por inoculación con virus obtenidos de los guepardos. Es más, 10 leones africanos de las instalaciones de Oregon no llegaron a mostrar síntoma alguno pese a haber estado expuestos a los virus. Esa falta de virulencia en dos grupos de felinos indicaba que la epizootia de los guepardos derivaba de la vulnerabilidad de éstos y no de una hipervirulencia vírica.

El monomorfismo en el MHC, que limitaría el repertorio de defensas de una especie frente a un virus, constituye un candidato atractivo para una explicación biológica de la epizootia. En una especie monomórfica cabría esperar una amplia morbilidad al poco de que un virus venza las defensas de un animal, pues los demás presentarán prácticamente el mismo grado de susceptibilidad al virus.

El caso de Oregon puede explicarse en realidad por el monomorfismo de los genes de uno de los *subloci* del MHC, la clase II o la clase I. El *sublocus* de la clase II contiene genes de la respuesta inmune (RI); se cree que también posee genes de restricción vírica (aunque los dos tipos de genes bien pudieran ser la misma entidad). Los genes RI codifican antígenos que, según se ha demostrado, desencadenan anticuerpos contra antígenos sintéticos o virus en animales de laboratorio. En ratones se ha demostrado que los genes de restricción vírica determinan el grado con que un organismo impide la replicación de virus cuyo material genético sea ARN, y el agente de la PIF es un virus de ARN. Cabría esperar que una población polimórfica en el *locus* MHC presentara muchas variedades de genes RI y de restricción vírica con capacidad de conferir protección frente al virus PIF. Por el contrario, una población que de pronto se hiciera monomórfica en el *sublocus* de la clase II resultaría particularmente vulnerable a una estirpe vírica capaz de zafarse de las defensas inmunológicas contro-



GUEPARDOS



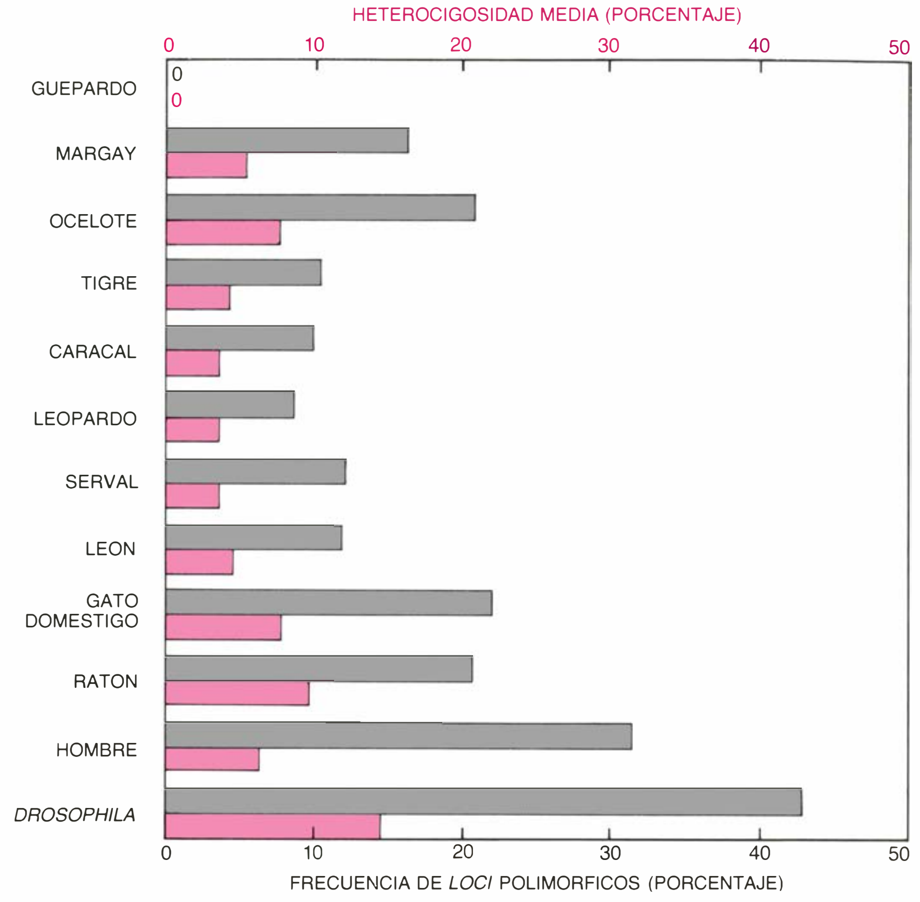
GATOS

6. MIGRACION ELECTROFORETICA de la proteína transferrina en 19 muestras de plasma de guepardos (*izquierda*) y 19 muestras de gatos domésticos (*derecha*). La transferrina de los guepardos migró siempre hasta la misma posición, señal de que los 19 guepardos eran monomórficos: todos portaban un gen idéntico para la transferrina. En cambio, la transferrina sintetizada por los gatos corrió hasta distintas posiciones, que revelan la presencia de cuatro tipos diferentes de transferrina e indican que la población de gatos era polimórfica: poseía más de una variante. (Las letras de la parte inferior indican las dobles combinaciones génicas expresadas por cada gato.) En el guepardo se han hallado resultados uniformes similares para casi todas las enzimas estudiadas.

ladas por un conjunto único de genes de la clase II, universalmente compartido por toda la población.

El monomorfismo en el *sublocus* de la clase I del MHC produciría una epizootia siguiendo un mecanismo distinto. Los genes de la clase I del MHC codifican antígenos que deben aparecer sobre la superficie de una célula infectada por linfocitos, antes de que los linfocitos *T* reconozcan los antígenos víricos, que también se exhiben sobre la superficie celular, y maten a la célula infectada. Cualquier virus capaz de alterarse de manera que impida que los linfocitos *T* reconozcan el antígeno de la clase I del MHC en células infectadas por virus burlaría al patrón. En una población polimórfica tal adaptación a un patrón por parte de un virus seguramente resultará poco eficaz contra el sistema inmune de un patrón cuya dotación de antígenos de la clase I sea distinta. Sin embargo, en una población monomórfica, cualquier virus que se adapte al sistema de vigilancia inmune de un animal advertirá posteriormente que los restantes sistemas de la población son idénticos al primero, y los burlará fácilmente.

Convendrá recordar aquí que las exquisitas estrategias víricas de anulación de los sistemas de vigilancia inmunitaria se desarrollan en paralelo con la evolución de los sistemas de defensa de los patrones. Independientemente de cuál sea la explicación exacta de la reacción de la colonia de guepardos al virus PIF, el episodio de Oregon parece poner de manifiesto la desventaja de una población genéticamente depauperada a la hora de adaptarse a los agentes patógenos de su ambiente.



7. VARIABILIDAD GENETICA en 12 especies, entre ellas ocho de felinos, comparada a partir de estudios electroforéticos de enzimas. (Los *loci* "heterocigotos" son las posiciones equivalentes de cromosomas homólogos cuyos genes difieren entre sí.) De las más de 250 especies estudiadas por los genetistas, el guepardo es la que tiene menor variabilidad genética. (Los dibujos son de Patricia J. Wynne y Stephen J. O'Brien.)

Puestos ya de manifiesto los diversos tipos de indicios de que el guepardo africano es una especie genéticamente monomórfica, nos centramos en las causas históricas de la endogamia que condujo a tal monomorfismo. Los datos que se refieren a un solo instante de la evolución dinámica de una especie no le dejan a uno mucho con que trabajar. No obstante, consideramos varias hipótesis, cada una de las cuales supone que los antepasados del guepardo tuvieron antaño tanta variabilidad genética como cualquier otro felino.

De acuerdo con una de las hipótesis, el guepardo se halla predispuesto al apareamiento incestuoso, pero tal idea no es coherente con los hallazgos de los etólogos que han estudiado guepardos en Africa oriental y austral. Tales investigadores encuentran que los guepardos no suelen permanecer con sus hermanos después de la infancia. Los guepardos macho se caracterizaron por sus hábitos territoriales y, en ocasiones, nómadas; las hembras no emparentadas vagan solitarias, entrando y saliendo de los territorios y apareándose con varios machos antes de abandonar el lugar.

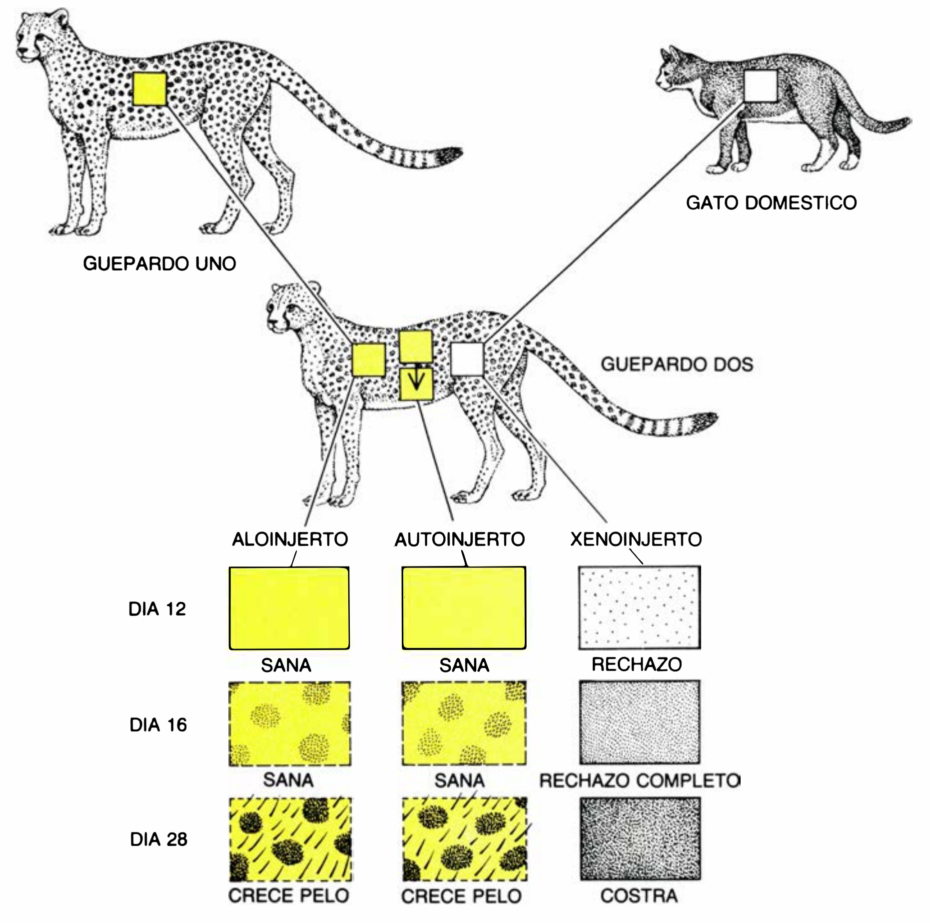
Una segunda hipótesis es que el guepardo evolucionó hacia un óptimo adaptativo para un determinado nicho ambiental y después perdió gradualmente su variabilidad durante un extenso período de estabilidad del nicho. La idea atraerá a quienes contemplan el guepardo como una obra maestra de construcción evolutiva, pero varias predicciones basadas en esa teoría no se corresponden con los hechos. Por ejemplo, cabría esperar que una especie teóricamente idónea para un determinado nicho no tuviera contemporáneos estrechamente emparentados y, sin embargo, el registro fósil revela que al menos cuatro especies de *Acinonyx* han vagado por la tierra en los últimos millones de años. Nadie sabe cuántas especies más existieron. Cabría esperar que una especie óptimamente adaptada compitiera con éxito con otras especies en su hábitat, pero el guepardo actual compite mal: en un combate siempre salen ganando sus depredadores, y a menudo pierde las crías. Una especie idealmente adaptada a su nicho debería perder gradualmente sus alelos recesivos deletéreos y adquirir la homocigosis únicamente para caracteres muy adaptativos, pero el guepardo conserva todavía muchos genes deletéreos, por ejemplo los que controlan la morfología de los espermatozoides.

Nuestra tercera hipótesis, la más plausible, es que en algún momento del pasado la especie pasó por un estrecho cuello de botella poblacional: una drástica reducción de la población. La endogamia subsiguiente disminuyó el acervo génico por la pérdida aleatoria de alelos.

¿De qué magnitud fue ese cuello de botella que produjo una población con un cero por ciento de variabilidad enzimática y con identidad en el MHC? ¿A qué se debió el cuello de botella y cuándo tuvo lugar? La teoría y la práctica demuestran que una población que atraviesa un cuello de botella superado sólo por siete individuos puede retener todavía alrededor del 95 por ciento de su variabilidad genética original; ello es

así si los supervivientes aumentan en número rápidamente y de forma geométrica. (La expansión lenta de una población pequeña aumenta la probabilidad de que desaparezcan más variedades génicas.) Sospechamos, por tanto, que cuando menos una vez, y quizá varias veces en el pasado, las poblaciones precursoras de guepardos quedaron reducidas a muy pocos individuos, que se libraron de la extinción por los pelos; también pudiera ser que la población de guepardos supervivientes no creciera rápidamente. Queda abierta a debate la causa que redujo tan drásticamente su número. Caben diversas posibilidades: catástrofes climáticas, plagas víricas o bacterianas, destrucción del hábitat o aniquilación directa por parte del hombre.

Resulta difícil localizar en el tiempo el primer cuello de botella, así como el grado y la causa del mismo. El primer candidato podría ser el final de la época geológica denominada Pleistoceno tardío, hace entre 10.000 y 12.000 años. Antes de dicho período había muchas especies de *Acinonyx*; la especie actual, *A. jubatus*, alcanzaba una distribución mundial. Luego, algo provocó una extinción en masa de mamíferos, en particular los de América del Norte y del Sur: desapareció el 75 por ciento de las especies. Sucumbieron grandes carnívoros, incluidas especies de guepardos distintas de *A. jubatus*; el área de distribución del guepardo quedó limitada a la actual, a ciertas zonas de Africa. No se tiene en absoluto la seguridad de que la catástrofe ambiental del Pleistoceno produjera un cuello de botella en la población de *A. jubatus*. Por probable que ello parezca, no puede excluirse la posibilidad de que una crisis más reciente sea la responsable de la vulnerabilidad que el guepardo presenta. Habrá que confiar en que los estudios actualmente en curso aporten más datos sobre la historia de ese animal.



8. PRUEBA DEL MONOMORFISMO del guepardo en el complejo mayor de histocompatibilidad (MHC). A los guepardos se les trasplantó quirúrgicamente tres tipos de injertos de piel: aloinjertos (procedentes de animales no emparentados de la misma especie), autoinjertos (procedentes del propio animal) y xenoinjertos (procedentes de otra especie). Ni aloinjertos ni autoinjertos sufrieron problemas de aceptación: a los 28 días del injerto desarrollaron las manchas propias de los guepardos y les creció pelo. Los xenoinjertos, procedentes de un gato doméstico, sufrieron rechazo a los 12 días del injerto. Los genes MHC determinan la aceptación o rechazo de un injerto; a menos que se suministren drogas inmunosupresoras, un injerto sólo sobrevive si el donante tiene los mismos genes MHC que el receptor. La aceptación de los aloinjertos por parte de los guepardos del estudio podía responder a dos causas: o bien se había suprimido su sistema inmunitario o poseían idénticos genes MHC. El rechazo de los xenoinjertos indicaba que el sistema inmunitario de los guepardos actuaba correctamente, por lo que los animales debían poseer idénticos genes MHC.

Nuestros hallazgos han revelado bastantes cosas sobre la situación pasada y actual del guepardo. Pero debe también preverse el futuro. Sin duda, la uniformidad genética del guepardo supone un peligro para la especie; pero, a nuestro entender, no debe considerarse una sentencia de muerte. Y ello por varias razones. Si el cuello de botella propuesto ocurrió hace tanto tiempo, la selección natural, que asegura que los individuos con rasgos de severa inadaptación no sobrevivan, probablemente haya eliminado a estas alturas los genes más deletéreos.

También otras especies animales han pasado por graves cuellos de botella poblacionales y parecen estar en franca recuperación; quizás el guepardo goce de esa misma fortuna. El elefante marino septentrional constituye un ejemplo alentador. A finales del siglo pasado la población se había reducido a unos 20 individuos. Sin embargo, tras aprobarse la legislación protectora de 1922 (y quizá gracias a ella), la población de elefantes marinos de las costas de México y California creció. Hoy suma decenas de miles.

Finalmente, como se ha mencionado antes, cabe la posibilidad de que la subespecie de guepardo de Africa oriental difiera genéticamente de la subespecie de Africa austral. Si ése fuera el caso, los guepardos de Africa oriental podrían incorporarse a programas de cría de animales cautivos, en los que, salvo pocas excepciones, han participado sobre todo guepardos de Africa austral. Aun si ambos grupos parecieran genéticamente similares, de acuerdo con la información proporcionada por nuestros métodos, limitados, no sería menos deseable que se reprodujeran juntos. Así se ha intentado con éxito en el zoo de Whipsnade, de las afueras de Londres.

Los seres humanos se han dedicado a "civilizar" las tierras salvajes durante siglos, y con demasiada frecuencia el precio ha sido la degradación de las más carismáticas criaturas de la evolución a la situación de especies amenazadas o en peligro. Mucho se ha aprendido en ese tiempo sobre la biología y la evolución humanas a partir del estudio de los animales. Confiemos que el futuro vea aplicar esos conocimientos a la salvación de las especies amenazadas. Quizá la ciencia ayude al mamífero más veloz del mundo a ganar su carrera por la supervivencia.

ADN mitocondrial humano

La organización de los genes, su expresión y las propiedades de los ARN mitocondriales confieren a este sistema genético unas características únicas de simplicidad y economía. Se ha identificado la función de todos los genes

Julio Montoya y Giuseppe Attardi

Las mitocondrias son unos orgánulos subcelulares cuya principal función consiste en proporcionar la energía requerida para mantener la vida. La presencia de estos orgánulos, con un sistema respiratorio muy especializado, es una de las características que distinguen las células eucariotas (células animales, plantas, hongos y protozoos) de las células procariotas (bacterias). En las mitocondrias, presentes en el citoplasma de las células eucariotas, se llevan a cabo una serie de reacciones bioquímicas encaminadas a conservar, en forma de trifosfato de adenosina (ATP), la energía química que se libera en la oxidación final de las moléculas orgánicas combustibles.

Las mitocondrias están dotadas de un sistema genético propio y contienen todos los elementos necesarios para su expresión, es decir, para la síntesis de ARN y de las proteínas que codifica. Este segundo sistema genético, presente en todas las células eucariotas, desempeña un papel esencial en la biogénesis de los propios orgánulos porque codifica una serie de proteínas integrantes de los mismos.

Las primeras indicaciones acerca de la existencia de un sistema genético en el citoplasma datan de 1949, cuando Boris Ephrussi descubrió unos mutantes de la levadura que presentaban deficiencias en las funciones respiratorias, debidas a un factor citoplasmático, no nuclear, hereditario. No es de extrañar, por tanto, que el estudio del ADN mitocondrial comenzase en la levadura, y que estuviese facilitado por la disponibilidad de mutantes y de refinadas técnicas genéticas. Por el contrario, el análisis del contenido genético del ADN mitocondrial de células animales estuvo obstaculizado durante mucho tiempo por la dificultad de aplicar las técnicas genéticas a este sistema. La biología molecular de las mitocondrias de células animales comienza en los años 60 con el aislamiento del primer ADN de vertebrados y la demostración de la existencia de un ARN citoplasmático heterogéneo, con secuencias homólogas a las del ADN mitocondrial. Estudios posteriores revelaron que el genoma mitocondrial era el menor de todos los conocidos con información para las tres clases mayoritarias de ARN (ribosómico, mensajero y de transferencia).

La necesidad de mantener dos sistemas genéticos separados, con un costo considerable para la célula, y el mecanismo que regula la interrelación entre estos sistemas, ha intrigado a los científicos durante mucho tiempo. En los últimos años, el desarrollo y aplicación de nuevas técnicas en el análisis de ADN, ARN y proteínas han permitido obtener una imagen detallada de la estructura y función del genoma mitocondrial, especialmente del humano, con una resolución que ha sobrepasado las técnicas genéticas más refinadas. Algunos de los interrogantes planteados empiezan a hallar solución.

Se conoce ya la secuencia nucleotídica completa del ADN mitocondrial de algunos mamíferos (humano, bovino, ratón y rata), así como la de la mosca del vinagre, rana, *Tripanosoma* y *Leishmania*, amén de gran parte de la secuencia de otros organismos (erizo de mar, levadura, hongos filamentosos, etcétera). Se ha podido comprobar que, aunque las funciones genéticas esenciales del ADN mitocondrial se han conservado en múltiples organismos de distinto nivel evolutivo, la estructura y organización de los genes y la forma de expresarse han evolucionado de una manera muy diferente en ellos. Así, por ejemplo, mientras que el genoma mitocondrial humano y de mamíferos en general muestra una estructura muy empaquetada con los genes contiguos unos a otros y carentes de intrones (secuencias no informativas que fragmentan los genes), los genes mitocondriales de levadura se hallan separados entre sí por regiones de ADN no informativas, algunas de ellas fragmentadas por intrones. Se ha visto que algunos de estos intrones determinan proteínas que se requieren para la maduración de los ARN mensajeros (las llamadas maturasas).

En este trabajo nos ocuparemos de la organización y expresión del ADN mitocondrial humano, tomado como modelo por ser el genoma mitocondrial de mamíferos mejor conocido. La determinación de la secuencia completa del ADN mitocondrial humano en el laboratorio de F. Sanger, del Consejo de Investigaciones Biomédicas de Cambridge, en Inglaterra, y el trabajo desarrollado en nuestro laboratorio del Instituto de Tecnología de California sobre las propiedades y organización de los productos de transcripción (ARN) del ADN mitocondrial humano han revelado una serie de características únicas y sorprendentes sobre el código genético, organización de los genes y estructura del ARN, y nos ha permitido establecer algunas conclusiones sobre el mecanismo de expresión de este genoma y su regulación. Asimismo, se acaba de identificar y determinar la función de todos los péptidos codificados en el ADN mitocondrial humano.

El ADN mitocondrial humano consta de dos cadenas de nucleótidos enroscadas en torno a un eje común, formando una doble hélice circular. Cada cadena de ADN está formada por una secuencia lineal de bases nucleotídicas: adenina (*A*), guanina (*G*), citosina (*C*) y timina (*T*). La secuencia de bases a lo largo de las dos cadenas son complementarias: una *A* situada en una cadena se empareja siempre con una *T* de la otra, y una *G* siempre con una *C*. El mensaje genético de una cadena se determina por la secuencia de nucleótidos.

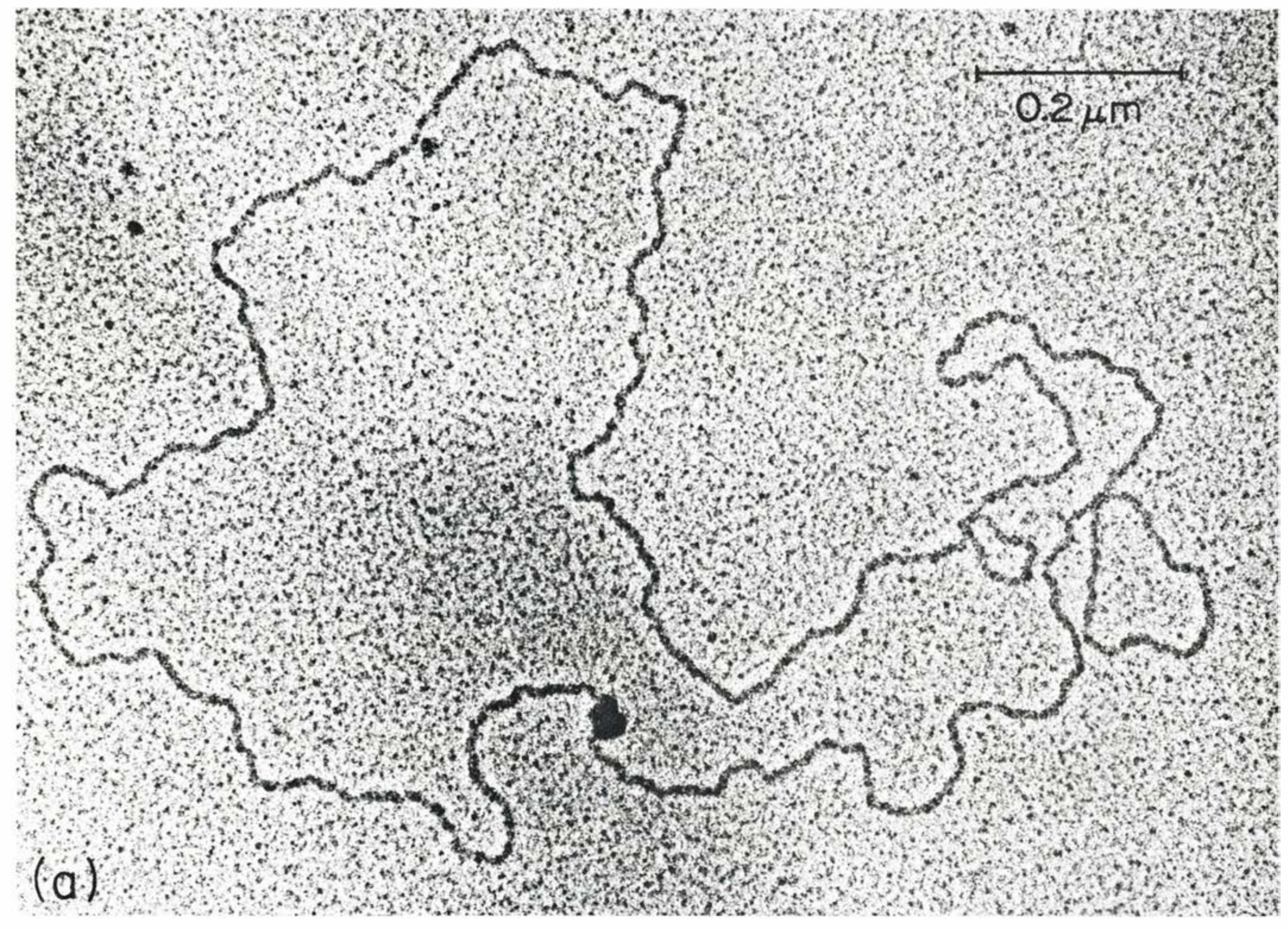
El ADN mitocondrial humano está localizado dentro de los confines de la

membrana interna, a la que está unido por un punto cercano al origen de síntesis de la cadena pesada (O_H). Mide cinco micrometros de longitud y presenta un peso molecular de 10 millones, que corresponde exactamente a 16.569 pares de bases. Su tamaño es semejante al del ADN de las mitocondrias de todas las células animales, pero mucho más pequeño que el de las levaduras y plantas.

El ADN mitocondrial, que no está estrechamente asociado a proteínas, recuerda al ADN "desnudo" bacteriano. Cada célula contiene unos pocos miles de moléculas de ADN mitocondrial; en particular, las células *HeLa* (línea celular humana procedente de un tumor de útero, mantenidas en cultivo), utilizadas para la mayor parte de este trabajo, contienen entre 1000 y 2000 moléculas, lo que representa solamente un 0,5 por ciento del ADN celular entero. Aunque todas las moléculas de ADN mitocondrial de un individuo son iguales entre sí, pueden variar de un individuo a otro de la misma especie. A pesar de la pequeña proporción de ADN mitocondrial que existe en la célula, se ha obtenido en su forma pura, libre de contaminación con ADN nuclear, gracias a la distinta densidad que manifiestan en presencia de un colorante, bromuro de etidio, que se intercala con una proporción diferente en los dos tipos de ADN. Esto, unido a la posibilidad de separación de las dos hebras del ADN mitocondrial en las llamadas cadena pesada y ligera, ha ayudado enormemente a desentrañar los misterios de este genoma.

¿Es suficiente la información contenida en el ADN mitocondrial humano para la construcción de las mitocondrias? Las mitocondrias contienen cientos de proteínas, de las cuales sólo una fracción muy pequeña, aproximadamente el 5 por ciento, están codificadas y se sintetizan en esos orgánulos. La mayoría son proteínas hidrófobas que forman parte de los complejos enzimáticos de la membrana interna mitocondrial. El resto de las proteínas que componen el orgánulo (matriz, membrana interna y membrana externa) están determinadas por el ADN nuclear y se sintetizan en los ribosomas citoplasmáticos, para introducirse luego en el orgánulo. Se requiere, pues, la expresión de los dos sistemas genéticos celulares, el nuclear y el mitocondrial, para la biogénesis de la mitocondria. El mantenimiento del sistema genético mitocondrial necesita también de la aportación, por parte del citoplasma, de una serie de proteínas codificadas por el núcleo: enzimas implicadas en la replicación del ADN, ARN polimerasas, ligasas, proteínas ribosómicas (50-70), aminoacil sintetasas, enzimas implicadas en la síntesis de proteínas, enzimas modificantes, etcétera. Uno de los aspectos más fascinantes de la biología estriba en la estrecha colaboración de los sistemas genéticos mitocondrial y nuclear en el ensamblaje de la maquinaria sintetizadora de proteínas y de los complejos enzimáticos de la membrana interna mitocondrial.

El ADN mitocondrial humano contiene la información necesaria para sintetizar dos ARN ribosómicos, ARN 16*S* y 12*S*, que forman parte de los ribosomas mitocondriales donde se van a sintetizar las proteínas, 22 ARN de



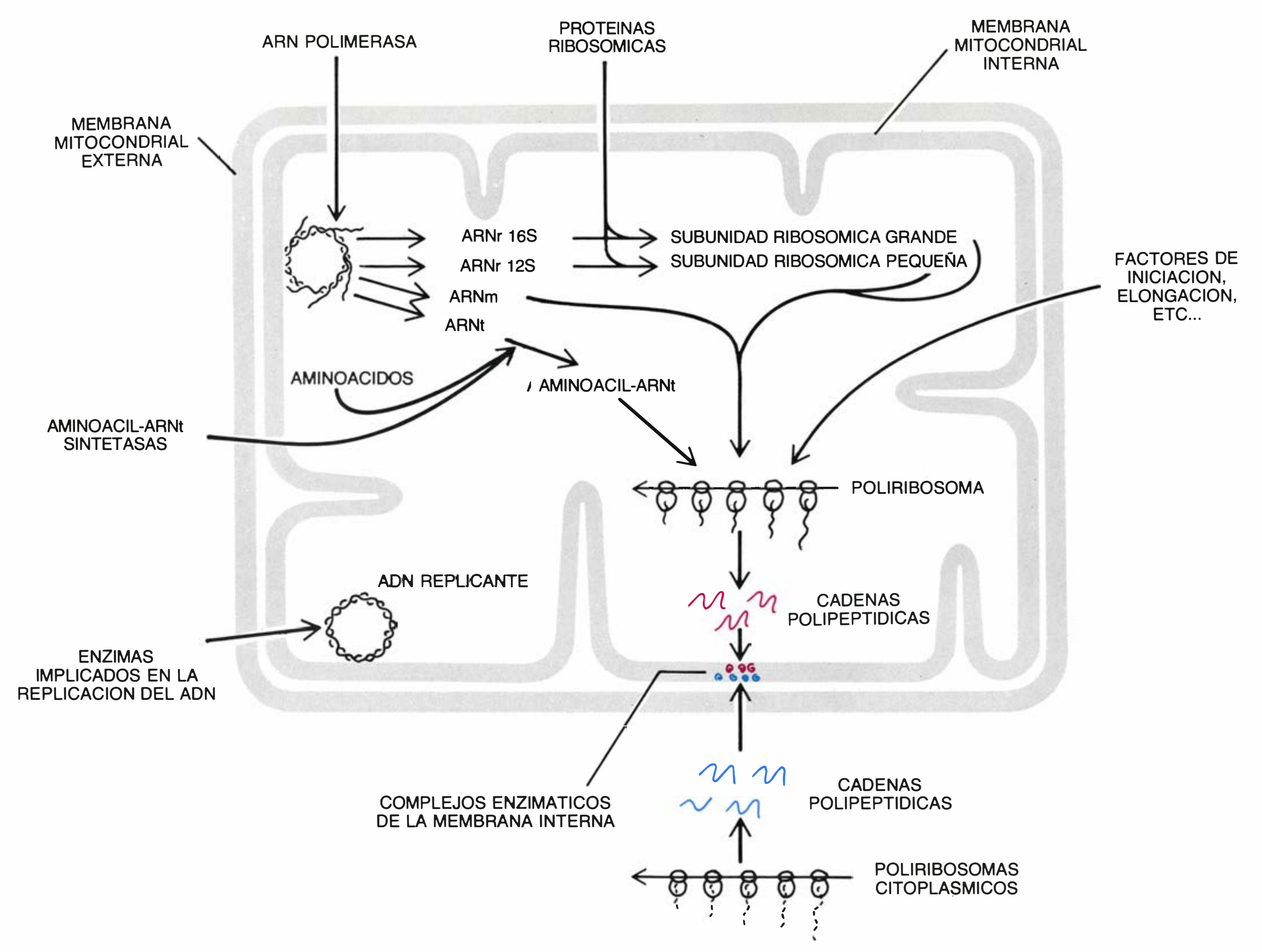
1. ADN MITOCONDRIAL de células *HeLa* (línea celular humana procedente de un tumor de útero), aumentado unas 100.000 veces en la micrografía. La molécula es un anillo de ADN bicantenario de 5 micrometros de longitud formada por 16.569 pares de nucleótidos (moléculas sillares del ADN) cuya secuencia determina la información genética que contiene. En la parte inferior central se observa la asociación del ADN con un fragmento de la membrana.

transferencia (moléculas que transportan los aminoácidos constituyentes de las proteínas hasta los ribosomas) y 13 proteínas. Hasta hace muy poco, conocíamos sólo la función de cinco de estas 13 proteínas. Corresponden a las subunidades I(COI), II(COII) y III(COIII) de la citocromo *c* oxidasa, a la subunidad 6 de la ATPasa y al citocromo *b*. Los ocho marcos de lectura restantes (secuencias que codifican una determinada proteína) permanecían sin identificar (URF, del inglés "unidentified reading frames"). El hecho de que estos URF se hayan conservado en el ADN mitocondrial de mamíferos y que se correspondan con ARN mensajeros sugirió que dichos genes debían expresarse en las mitocondrias humanas. La hipótesis ha sido corroborada recientemente en nuestro laboratorio por Paolo Mariottini y Anne Chomyn al identificar y determinar la función fisiológica de los ocho URF mitocondriales humanos; siete de los cuales corresponden a otras tantas subunidades de la NADH deshidrogenasa de la cadena respiratoria denominadas ND1, ND2, ND3, ND4, ND4L, ND5 y ND6. El octavo constituye la subunidad 8 de la ATPasa. De esta forma, queda identificada la función fisiológica de todas las proteínas codificadas por el ADN mitocondrial humano.

La determinación de la secuencia nucleotídica completa del ADN mitocondrial humano, llevada a cabo por B. G. Barrel y sus colaboradores en el laboratorio de F. Sanger, ha mostrado que este ADN presenta una organización genética extremadamente compacta con los genes codificados por ambas cadenas. En particular, la cadena pesada (denominada así por presentar un coeficiente de sedimentación mayor en gradientes alcalinos de cloruro de cesio), a partir de la cual se transcriben los genes para los dos ARN ribosómicos, 14 ARN de transferencia y 12 marcos de lectura, se encuentra saturada de secuencias codificantes a excepción de una pequeña región alrededor del origen de replicación (O_H). La cadena ligera codifica ocho ARN de transferencia y un marco de lectura.

En la cadena pesada, los genes se disponen de una forma continua: uno precede o sigue inmediatamente al otro, o con sólo unos pocos nucleótidos intermedios en algún caso. No están tampoco interrumpidos por intrones, como sucede en la levadura. Ni apenas se da solapamiento entre los genes codificados en ambas cadenas. Sin embargo, dos de las secuencias determinantes de proteínas, codificadas en la cadena pesada, están solapadas con el marco de lectura adyacente.

Una de las características que más llaman la atención a propósito de la organización genética del ADN mitocondrial humano se refiere al esparcimiento de los genes de los ARN de transferencia a lo largo de la secuencia



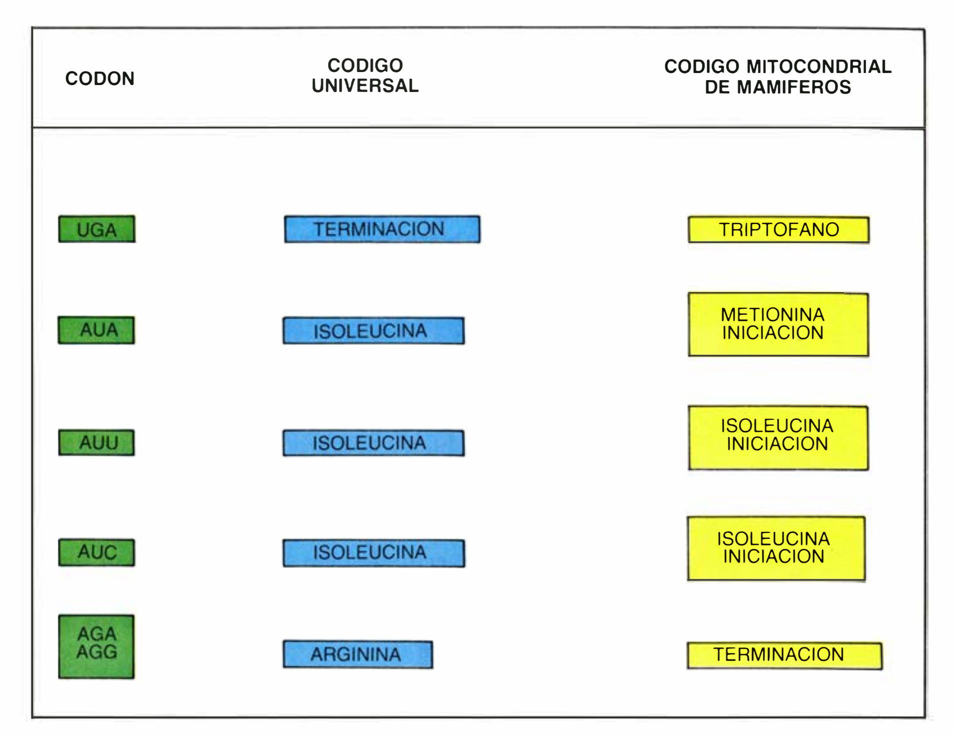
2. BIOGENESIS DE LA MITOCONDRIA: se realiza mediante la cooperación de los sistemas genéticos nuclear y mitocondrial. El orgánulo consta de dos membranas, una externa y otra interna muy plegada, que encierran una matriz en la que se localiza el ADN mitocondrial unido a la membrana. Este se transcribe en los tres tipos fundamentales de ARN: ARN ribosómico (ARNr), ARN mensajero (ARNm) y ARN de transferencia (ARNt). En la mitocondria se sintetizan los polipéptidos codificados en el ADN mitocondrial, que, en asociación con polipéptidos codificados en el ADN nuclear y sintetizados en los ribosomas citoplásmicos, forman los complejos enzimáticos de la membrana interna. La mayoría de las proteínas constituyentes de las mitocondrias, así como las necesarias para la expresión del ADN mitocondrial, están determinadas en el ADN nuclear, se sintetizan en el citoplasma y se introducen, desde aquí, en la mitocondria.

del ADN: separan, casi con absoluta regularidad, los genes de los ARN ribosómicos y de los mensajeros (codificantes de proteínas). Esta estructura tan ceñida de los genes tiene su equivalente directo en la disposición, muy apretada también, de sus productos de transcripción (ARN) y confiere a los ARN mensajeros unos rasgos muy peculiares, como veremos más adelante.

La replicación del ADN mitocondrial humano (síntesis de moléculas hijas idénticas), y de mamíferos en general, es unidireccional y asimétrica. Requiere dos orígenes de replicación distintos, O_H y O_L, para la síntesis de la cadena pesada y ligera respectivamente. El proceso comienza en O_H con la síntesis de un corto tramo de cadena pesada (ADN 7*S*), que desplaza la cadena parenteral pesada formando el bucle de desplazamiento (bucle-D), y continúa, unidireccionalmente, con la extensión del bucle de desplazamiento en el sentido de las agujas del reloj. La síntesis de la cadena ligera comienza cuando la cadena pesada hija encuentra el origen de replicación O_L, localizado en el mapa en la posición 67/100 (relativa al origen O_H tomado como 0/100), entre los genes para los ARN de transferencia de cisteína y asparragina. A continuación, las dos cadenas se prolongan en sentidos opuestos hasta la separación final de las moléculas hijas de ADN ya formadas.

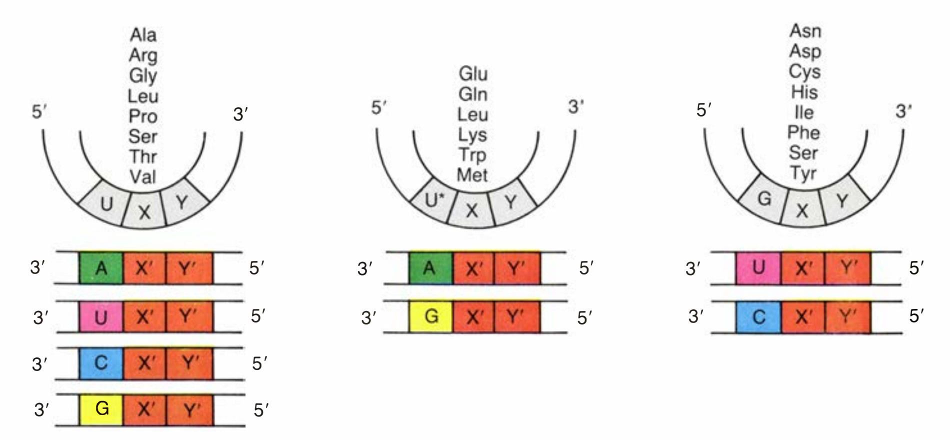
La región del ADN mitocondrial humano comprendida entre los genes para los ARN de transferencia de fenilalanina y prolina está ocupada fundamentalmente por el bucle de desplazamiento con el origen de replicación de la cadena pesada (O_H). En esta zona se alojan, a su vez, los puntos de iniciación para la transcripción (síntesis de ARN) de ambas cadenas del ADN y la secuencia de la cadena ligera que codifica un ARN poliadenilado pequeño (ARN 7*S*). Esta porción del ADN es, no obstante, la que presenta mayor divergencia entre los ADN mitocondriales de mamíferos.

Cada uno de los aminoácidos componentes de una proteína está especificado en el ADN por una secuencia de tres nucleótidos que se denomina codón. El código genético, que está formado por codones de tres letras, viene a ser una suerte de diccionario que relaciona la información contenida en el alfabeto de cuatro nucleótidos de los ácidos nucleicos con el alfabeto de veinte aminoácidos de las proteínas. Este diccionario genético se creía universal, utilizado indistintamente por animales, bacterias, virus, etcétera. Sin embargo, sorprendentemente, se ha encontrado que las mitocondrias presentan un código genético alterado en el cual algunos codones reciben una lectura diferente. En las mitocondrias humanas, *UGA* codifica el aminoácido triptófano en lugar de ser un codón de terminación como le corresponde en el código genético universal. De igual forma, *AUA* es un codón para metionina en vez de isoleucina; *AUA* y *AUU* se utilizan, al igual que *AUG*, como codones de iniciación, y *AGA* y *AGG*, codones de arginina en el código universal, se convierten en codones de terminación en las mitocondrias humanas. Estas u otras alteraciones semejantes se han encontrado en las mitocondrias de todos los organismos estudiados.



3. CODIGO GENETICO MITOCONDRIAL: presenta una serie de desviaciones con respecto al código considerado hasta hace pocos años como "universal". En la figura se representan las diferencias existentes entre el código genético utilizado por las mitocondrias de mamíferos (derecha) y el código "universal".

Otra de las propiedades llamativas del sistema genético mitocondrial tiene que ver con el uso de un nuevo mecanismo de reconocimiento de codones, que permite la lectura del código genético con un número menor de ARN de transferencia. La molécula del ARN de transferencia tiene tres nucleótidos, llamados anticodón, que reconocen y leen secuencialmente los codones de un ARN mensajero; en el desarollo de ese proceso, van colocando los aminoácidos que transportan en el lugar preciso que le corresponde en la proteína en formación. De acuerdo con la hipótesis del tambaleo de F. H. C. Crick, para leer los 61 codones que codifican los diferentes aminoácidos (64 codones menos tres codones de terminación),



4. ARN DE TRANSFERENCIA codificados en el ADN mitocondrial humano. Los veintidós que existen pueden leer todo el código genético por presentar una pauta de reconocimiento de codones diferente de la propuesta por Crick. Los ARN de transferencia mitocondriales pueden leer dos o bien cuatro codones sinónimos (codificantes de un mismo aminoácido), según cuál sea la primera base del anticodón, formado por tres nucleótidos. Se ilustra la región del anticodón (*marrón*). El símbolo (*) representa una *U* modificada.

basta con 32 ARN de transferencia. Las mitocondrias humanas presentan, sin embargo, un número menor de ARN de transferencia. Para explicar este hecho se propusieron tres hipótesis: que la mitocondria importase ARN de transferencia que estuvieran codificados en el núcleo, que utilizasen una cifra muy restringida de codones o que los ARN de transferencia de la mitocondria tuvieran una forma distinta de reconocimiento de los codones. De todas ellas, la última ha resultado ser la correcta.

En efecto, el análisis de la secuencia completa del ADN mitocondrial humano ha mostrado la existencia de solamente 22 ARN de transferencia que pueden leer todo el código genético sirviéndose de un modelo de reconocimiento distinto. Así, las ocho familias del código con cuatro codones para un aminoácido determinado son leídas por un solo ARN de transferencia mitocondrial, y no por dos como en el sistema de reconocimiento del código universal. En cada caso, estos ARN de transferencia tienen una *U* en la primera posición del anticodón (posición de tambaleo). En las otras seis familias de codones, se sigue utilizando dos ARN de transferencia para leer los cuatro codones, de forma que los codones del tipo NN^{A}_{G} son reconocidos por ARN de transferencia con una *U* modificada en la primera posición del anticodón, y los del tipo NN^{U}_{C} lo son por ARN de transferencia con una *G* en dicha posición del anticodón. Este modelo explica que la síntesis de proteínas en las mitocondrias pueda llevarse a cabo con el reducido número de ARN de transferencia encontrados. Además, el código genético mitocondrial humano presenta otra simplificación representada por el hecho de que *AGA* y *AGG* son codones de terminación, por lo que no existen ARN de transferencia para los mismos.

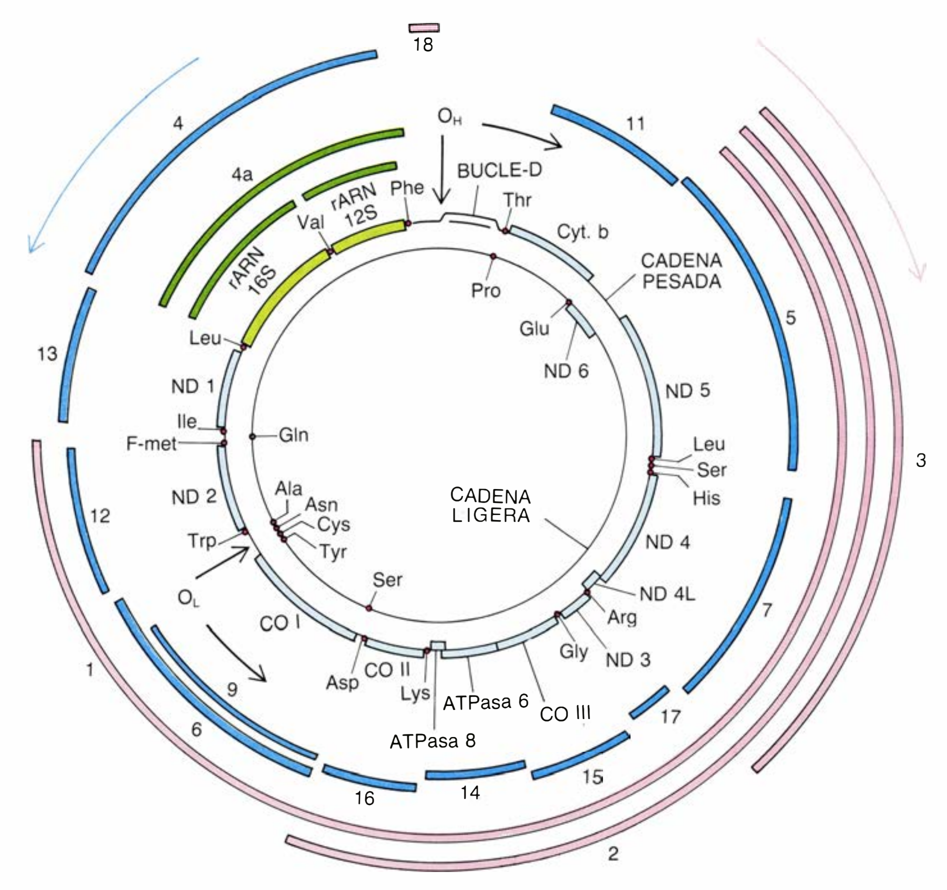
El ADN no dirige directamente la síntesis de proteínas. En primer lugar, tiene que transcribir al ARN la información genética que contiene, molécula compuesta por una sola cadena de nucleótidos con una secuencia complementaria a una de las cadenas del ADN. El ARN está también formado por cuatro tipos de bases, de las cuales tres (*A, G* y *C*) son iguales a las del ADN y la cuarta es uracilo (*U*). Durante la transcripción, las cuatro bases *A, G, C* y *T* del ADN se convierten en *U, C, G* y *A* en el ARN.

Mientras que los estudios sobre la replicación del ADN mitocondrial estuvieron facilitados por disponer de técnicas que permitían su aislamiento en una forma bastante pura, las investigaciones sobre la naturaleza de la transcripción y, por tanto, de los productos de la misma, encontraron numerosas dificultades. La cantidad de ARN mitocondrial que contiene la célula es muy pequeña (de 0,1 a 0,5 por ciento) comparada con la del ARN celular total, por lo que su purificación requería procedimientos preparativos muy laboriosos. Así, hasta hace muy poco tiempo era necesario tratar las células con drogas que suprimieran la síntesis de los productos de transcripción del ADN nuclear, y de ese modo detectar los productos de la transcripción mitocondrial.

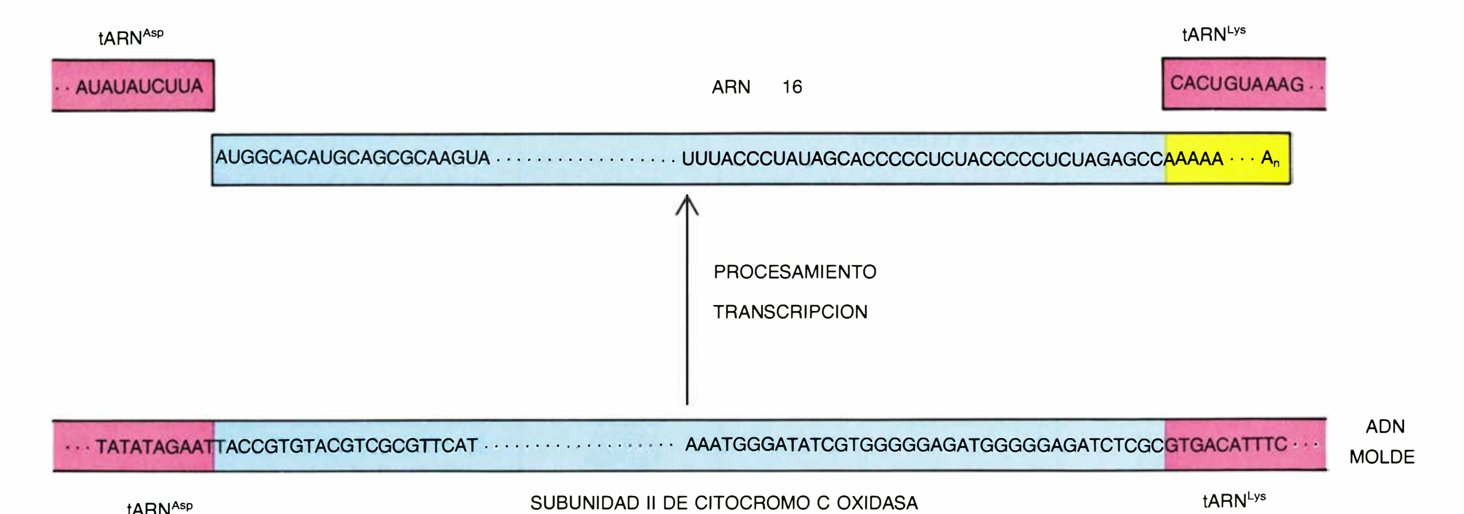
Los caracteres únicos de la organización del genoma mitocondrial humano, descritos anteriormente, se han visto acompañados también por mecanismos de expresión genética poco comunes. El ADN mitocondrial humano codifica dos ARN ribosómicos, 22 ARN de transferencia y una serie de ARN poliadenilados en su extremo 3′, la mayoría de los cuales corresponden a los ARN mensajeros.

Una de las características más llamativas del proceso de transcripción del ADN mitocondrial de células *HeLa* es su simetría, es decir, ambas cadenas se transcriben completamente. La velocidad de transcripción de la cadena ligera duplica, si no triplica, la de la cadena pesada; sin embargo, la mayoría de los ARN que proceden de ella tienen una vida media mucho más corta que los de la cadena pesada y no se acumulan en grandes cantidades. Esta simetría en la transcripción del ADN mitocondrial humano contrasta con el alto grado de asimetría en la distribución del contenido informacional de este ADN, puesto que la mayoría de los genes identificados se transcriben a partir de la cadena pesada.

La puesta a punto de un procedimiento para el aislamiento de los diferentes ARN mitocondriales en forma pura ha permitido acometer un análisis minucioso de sus propiedades estructurales y metabólicas. Este procedi-



5. MAPA GENETICO Y DE TRANSCRIPCION del ADN mitocondrial humano. Los dos círculos interiores representan las dos cadenas del ADN mitocondrial con los genes que codifican: ARN ribosómicos (*verde claro*), ARN de transferencia (*rojo*), señalados con la abreviatura del aminoácido específico que les corresponde, y marcos de lectura o secuencias codificadoras de proteínas (*azul claro*). Las posiciones de los productos de transcripción (ARN) de la cadena pesada están indicadas en color verde oscuro (ARN ribosómicos y su precursor) y azul oscuro (poli(*A*)-ARN); los de la cadena ligera en color marrón. Las flechas azul oscuro y marrón indican la dirección de la transcripción de la cadena pesada y ligera respectivamente. O_H y O_L simbolizan el origen de síntesis de la cadena pesada y ligera. Las flechas a la derecha de O_H y debajo de O_L indican la dirección de síntesis de la cadena pesada y ligera. Por CO hay que entender las subunidades de citocromo *c* oxidasa; por *Cyt b*, el citocromo *b*, y por ND las subunidades de NADH deshidrogenasa.



6. REGION DEL ADN MITOCONDRIAL HUMANO que determina la subunidad II de citocromo *c* oxidasa. Se puede apreciar el alto grado de empaquetamiento de la información, característico de este ADN. El marco de lectura de la subunidad II de citocromo *c* oxidasa está flanqueado, en ambos extremos, por genes de ARN de transferencia. Nótese que este ARN mensajero comienza directamente por el codón de iniciación *AUG*. El ejemplo ofrecido en la figura muestra uno de los pocos ARN mitocondriales humanos que tiene codificado el codón de terminación completo (*UAG*) en la secuencia del ADN mitocondrial.

miento consiste en tratar la fracción de mitocondrias, obtenida por centrifugación, con nucleasa de micrococos, enzima que destruye los ácidos nucleicos extramitocondriales. Así se pueden detectar los ARN mitocondriales sin tener que utilizar inhibidores de la síntesis de ARN nuclear. Esto, unido a la posibilidad de crecimiento de las células *HeLa* con un alto rendimiento, y al desarrollo de procedimientos para la obtención de ácidos nucleicos mitocondriales marcados "in vivo" con una actividad específica muy alta, ha permitido vencer las dificultades derivadas de la presencia de pequeñísimas cantidades de ARN mitocondrial en la célula.

El ARN mitocondrial obtenido por extracción a partir de las mitocondrias se divide, por cromatografía a través de columnas de oligo(*dT*)− celulosa, en dos fracciones según que el ARN quede o no retenido por la columna. Posteriormente, los componentes de cada una de estas fracciones se separan por electroforesis en geles de agarosa que contienen hidróxido de metil mercurio (agente muy desnaturalizante). De esta forma se han identificado 18 especies de ARN en la fracción que es retenida por la columna y que está constituida por ARN que contiene una cadena de poli(*A*), de unos 55 residuos, en el extremo 3′ (poli (*A*)-ARN). Este tramo de poli(*A*), que no está codificado en el ADN mitocondrial, se añade después de la transcripción. Los poli(*A*)-ARN adquieren un tamaño que va desde 215 a 10.400 nucleótidos. De ellos, los tres mayores (ARN 1, 2 y 3) y el menor (ARN 18) son productos de transcripción de la cadena ligera del ADN mitocondrial, mientras que el resto lo son de la cadena pesada. Entre estos últimos, los ARN 5, 7, 9 y del 11 al 17 son los ARN mensajeros de polipéptidos sintetizados por la mitocondria. Y se han identificado 12 como los ARN mensajeros para las subunidades I, II y III de la citocromo *c* oxidasa (ARN 9, 16 y 15), para el citocromo *b* (ARN 11), para las subunidades 6 y 8 de la ATPasa (ARN 14) y para 6 subunidades de la NADH deshidrogenasa (ARN 5, 7, 12, 13 y 17). Los ARN 7 y 14 contienen dos marcos de lectura solapados, como veremos posteriormente. El ARN 6 es el precursor del ARN 9 y el ARN 10 representa una pequeña fracción del ARN ribosómico 16*S*, que ha sido poliadenilado. Acerca del ARN 4 y de los productos de transcripción de la cadena ligera hablaremos más adelante.

La fracción de ARN mitocondrial no retenida por la columna de oligo(*dT*) celulosa está formada por los ARN ribosómicos 12*S* y 16*S* y por los ARN de transferencia. Los ARN ribosómicos mitocondriales humanos se transcriben a partir de la cadena pesada del ADN y la mayoría de sus moléculas poseen un tramo de 1 a 9 residuos de *A* en su extremo 3′.

De los 22 ARN de transferencia codificados por el ADN mitocondrial, 14 se transcriben a partir de la cadena pesada y 8 de la cadena ligera. Los ARN de transferencia mitocondriales presentan caracteres que los distinguen de los provenientes de otro origen. Su tamaño es de 59-75 nucleótidos. Son, pues, menores que los ARN de transferencia del citoplasma, el extremo 3′ común de todos ellos, –CCA, no está codificado en el ADN mitocondrial y tiene que añadirse posteriormente; el nivel de metilación de sus bases es también menor que el de los ARN de transferencia no mitocondriales. Una de las desviaciones más llamativas corresponde a uno de los ARN de transferencia para la serina, que carece de uno de los bucles de su estructura típica en hoja de trébol.

Los ARN mensajeros de células eucariotas poseen un tramo no codificante en su extremo 5′ delante del codón de iniciación (primer codón de un marco de lectura), que es utilizado para la unión de ribosomas al ARN en la traducción a proteínas. Al analizar las secuencias del ADN mitocondrial humano que codifican las distintas proteínas (marcos de lectura), se observa que el codón de iniciación de cada una es inmediatamente contiguo, o está separado por uno a tres nucleótidos, del gen adyacente por su extremo 5′. Así, por ejemplo, el codón de iniciación del gen para la subunidad II de la citocromo *c* oxidasa (COII) está localizado a continuación del gen para el ARN de transferencia del ácido aspártico, sin ningún nucleótido intermedio. Cabe, por tanto, preguntarse si los ARN mensajeros mitocondriales humanos, correspondientes a dichos marcos de lectura, poseen también en el extremo 5′ un tramo sin misión codificadora. De tenerlo, las secuencias del ADN que los codificasen formarían parte, a su vez, del gen inmediatamente anterior al codón de iniciación. Con el fin de responder a esta cuestión se secuenció el extremo 5′ de cada uno de los ARN mensajeros. Los resultados obtenidos indicaron que todos los ARN mensajeros mitocondriales humanos comienzan directamente por el codón de iniciación, *AU*G, *AU*A o *AU*U, o muy cerca del mismo; carecen, pues, de uno

ARN	TAMAÑO (NUMERO NUCLEOTIDOS)	FUNCION	CADENA MOLDE DEL ADN
NO UNIDOS A OLIGO (dT)			
ARN 4a	2672	PRECURSORES DE LOS ARN RIBOSOMICOS	PESADA
ARNr 16S	1559	COMPONENTES ESTRUCTURALES DE LOS RIBOSOMAS	PESADA
ARNr 12S	954		
ARNt	59-75	ARN DE TRANSFERENCIA	14ARNt: PESADA 8ARNt: LIGERA
UNIDOS A OLIGO (dT) POLI(A)-ARN			
1	~ 10400		LIGERA
2	~ 7070	¿ARNm DE ND 6?	LIGERA
3	~ 4155		LIGERA
4	2582		PESADA
5	2410	ARNm DE ND 5	PESADA
6	1938	PRECURSOR DE ARN 9	PESADA
7	1688	ARNm DEL ND 4L + ND 4	PESADA
9	1617	ARNm DE CO I	PESADA
11	1141	ARNm DE CITOCROMO b	PESADA
12	1042	ARNm DE ND 2	PESADA
13	958	ARNm DE ND 1	PESADA
14	842	ARNm DE ATPasa 8 + ATPasa 6	PESADA
15	784	ARNm DE CO III	PESADA
16	709	ARNm DE CO II	PESADA
17	346	ARNm DE ND 3	PESADA
18	215		LIGERA

7. PRODUCTOS DE TRANSCRIPCION del ADN mitocondrial humano. Los ARN mitocondriales se dividen en dos grupos, según puedan o no ser retenidos por una columna de oligo(*dT*)-celulosa. Los poli(*A*)-ARN que se unen al brazo de oligo(*dT*) presentan en su extremo 3′ una cola de unos 55 nucleótidos de adenina (*A*) que no está codificada en el ADN. Por electroforesis se separan los distintos ARN. El tamaño indicado para los poli(*A*)-ARN se refiere exclusivamente a la parte del ARN codificado en el ADN; no incluye la cadena de poli(*A*). Existe una correspondencia perfecta entre los genes y sus productos de transcripción. A cada gen le corresponde un ARN específico. Las únicas excepciones de la regla son los ARN mensajeros 7 y 14 que contienen dos marcos de lectura cada uno. ARNm es la abreviatura de ARN mensajero; ARNr, la de ARN ribosómico; ARNt, ARN de transferencia; CO, la de citocromo *c* oxidasa; ND, la de NADH deshidrogenasa.

de los caracteres típicos de los ARN mensajeros de eucariotas, como es la presencia de un tramo no codificante en el extremo 5′. Esta propiedad distintiva de los ARN mensajeros mitocondriales humanos abre una serie de interrogantes acerca del mecanismo de unión de los ribosomas a dichos ARN. Es muy posible que los caracteres especiales de los ribosomas mitocondriales humanos les permita reconocer directamente el codón de iniciación, sin valerse de otra indicación precedente.

El extremo 3′ de los ARN mensajeros mitocondriales humanos presenta también propiedades únicas. La mayoría de estos ARN carecen de un tramo no codificante en dicho extremo y de codón de terminación (señal de parada en la síntesis de las proteínas por los ribosomas); acaban con los nucleótidos *U* o *UA* que siguen al último codón con sentido (codificante de un aminoácido determinado). ¿Qué señal reconocerán, pues, los ribosomas para terminar la síntesis de proteínas? Como hemos indicado antes, todos los ARN mensajeros mitocondriales humanos se poliadenilan en su extremo 3′ después de la transcripción, generando de esta forma el codón de terminación *UAA*.

La posibilidad de separación de las dos hebras del ADN mitocondrial humano por gradientes alcalinos de cloruro de cesio ha facilitado enormemente el estudio de la naturaleza de los productos de transcripción del mismo. Mediante técnicas de hibridación de ARN/ADN, se determinó de qué cadena del ADN mitocondrial procedía cada ARN. Posteriormente, la aplicación de las nuevas técnicas de cartografía de los extremos del ARN en el ADN (técnica de protección a la nucleasa *S*1) y la secuenciación de los ARN mensajeros y ribosómicos proporcionaron un mapa de transcripción del ADN mitocondrial humano muy detallado. El análisis de este mapa muestra que la organización compacta de los genes en el ADN se vuelve a reflejar fielmente en la organización de sus productos de transcripción. Todos los ARN identificados son colineares con el ADN, lo que indica que, a diferencia del ADN mitocondrial de levadura y de otros hongos, los genes mitocondriales humanos carecen de intrones. Salvo una pequeña zona, equivalente a un 7 por ciento del genoma, alrededor del origen de replicación de la cadena pesada, el ADN mitocondrial humano está saturado por los ARN ribosómicos, mensajeros y de transferencia.

Existe una correspondencia perfecta entre los distintos genes de la cadena pesada del ADN y los ARN. En la mayoría de los casos, cada ARN mensajero contiene sólo un marco de lectura. Hay dos excepciones, sin embargo: los ARN 7 y 14 que contienen dos marcos de lectura cada uno (subunidades 4*L* y 4 de la NADH deshidrogenasa y subunidades 8 y 6 de la ATPasa, respectivamente) solapados entre sí en distinta fase de lectura para su traducción. En cuanto a la subunidad 6 de la NADH deshidrogenasa, codificada por la cadena ligera, no se ha encontrado todavía un ARN mensajero de tamaño semejante; sin embargo, esta secuencia forma parte del extremo 5′ de los ARN poliadenilados largos (ARN 1, 2 y 3), que posiblemente funcionan como ARN mensajeros para dicha subunidad.

La secuenciación de los ARN mensajeros y ribosómicos, transcritos de la cadena pesada del ADN mitocondrial humano, ha revelado que, junto con los ARN de transferencia, estos ARN son contiguos unos a otros, sin ningún nucleótido intermedio; corresponden a la casi totalidad de la cadena pesada, extendiéndose desde las coordenadas 2/100 hasta 95/100 relativas al origen de replicación (O_H), tomado como 0/100. Estas observaciones han llevado a deducir que la transcripción acontece sintetizando una molécula de ARN primario que, según va creciendo, se va troceando mediante cortes precisos delante y detrás de las secuencias de los ARN de transferencia, para originar los ARN maduros. En el procesamiento del ARN primario, los ARN de transferencia, esparcidos entre las secuencias de los ARN ribosómicos y mensajeros, representan las señales de reconocimiento para las enzimas de procesamiento, al adquirir la configuración en hoja de trébol mientras forman parte de la cadena creciente del ARN.

Todos los ARN maduros, a excepción de los ARN de transferencia, están oligo o poliadenilados. Indica esto que el procesamiento que origina el extremo 3′ de estos ARN ha de estar ligado a un proceso de adenilación. Las características de los genes mitocondriales exigen que los cortes, originados por las enzimas de procesamiento, deben producirse exactamente en los extremos 5′ y 3′ de los ARN de transferencia.

Si, como indica el modelo de transcripción propuesto, todos los productos maduros de la transcripción de la cadena pesada proceden de una única molécula gigante de ARN, los distintos ARN ribosómicos, mensajeros y de transferencia deberían sintetizarse en

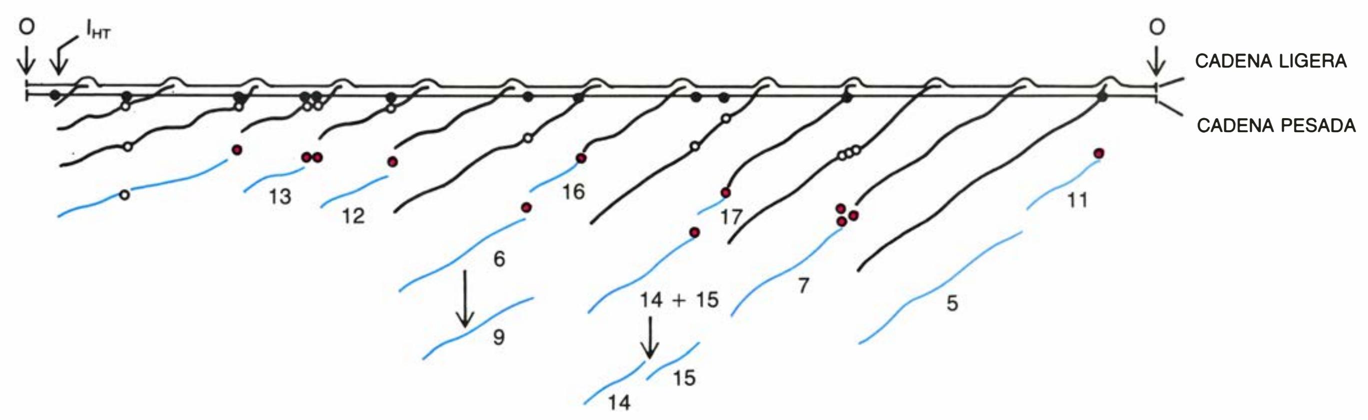
cantidades equivalentes. ¿Cómo explicar, entonces, que en este sistema mitocondrial los ARN ribosómicos se encuentren en una proporción 30 o 60 veces superior a la de los ARN mensajeros? Esta desigualdad se debe fundamentalmente a una diferencia en la velocidad de síntesis de ambos tipos de ARN. ¿Cuál es el mecanismo que controla la síntesis de los ARN ribosómicos y de los ARN mensajeros? Experimentos muy recientes han aportado una serie de datos que han ayudado a dilucidar el proceso involucrado en la regulación de la síntesis de los ARN ribosómicos y mensajeros. Se han identificado dos lugares de iniciación de la transcripción de la cadena pesada del ADN mitocondrial humano. Uno de estos lugares (I_{HT}) se encuentra muy próximo al extremo 5′ del gen para el ARN ribosómico 12*S* y el otro (I_{HR}) 19 bases por delante del gen para el ARN de transferencia de fenilalanina, a unas 90 bases del primero.

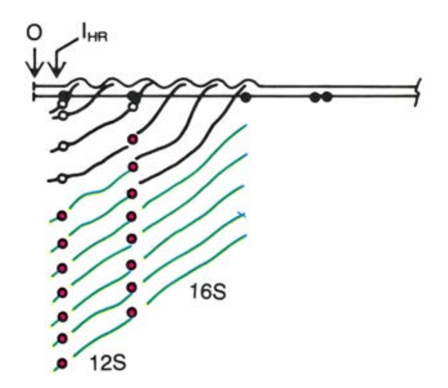
La existencia de estos dos lugares de iniciación de la transcripción de la cadena pesada, y el hecho de que la región de la cadena pesada del ADN mitocondrial que codifica los dos ARN ribosómicos se transcriba con una velocidad muy superior a la del resto de la cadena, nos llevó a estudiar con más detalle los productos de transcripción primarios de esta zona del ADN. En ella se localizan, además de los dos ARN ribosómicos 12*S* y 16*S*, el ARN 4, poliadenilado en su extremo 3′, y el ARN 4*a* nopoliadenilado. Estas dos especies de ARN presentan el mismo extremo 3′ que el ARN ribosómico 16*S*, pero difieren en la posición de su extremo 5′. Así, mientras que el ARN 4*a* comienza muy cerca del primer lugar de iniciación de la transcripción, aproximadamente 19 pares de bases por delante del gen para el ARN de transferencia de fenilalanina, el poli(*A*)-ARN 4 tiene su extremo 5′ muy próximo al extremo 5′ del gen para el ARN ribosómico 12*S*.

Más tarde, se determinó que el ARN 4*a* es el precursor de los dos ARN ribosómicos, mientras que el poli(*A*)-ARN ni es el precursor ni está relacionado tampoco con el ARN 4*a*.

Estos resultados han establecido una correlación entre los dos lugares de iniciación de la transcripción de la cadena pesada del ADN mitocondrial, mencionados anteriormente, y dos procesos de transcripción diferentes, solapados entre sí, que tienen lugar en la región del ADN que codifica los ARN ribosómicos. Uno de estos procesos de transcripción comienza en el lugar de iniciación (I_{HR}), localizado 19 nucleótidos por delante del gen del ARN de transferencia de fenilalanina, y sintetiza, a una velocidad relativamente alta, un ARN no-poliadenilado (ARN 4*a*), que termina en el extremo 3′ del gen del ARN ribosómico 16*S*, y que está destinado a ser procesado produciendo los dos ARN ribosómicos y los ARN de transferencia de fenilalanina y valina. El segundo proceso de transcripción, mucho menos frecuente que el anterior, comienza en el lugar de iniciación (I_{HT}), próximo al extremo 5′ del gen para el ARN ribosómico 12*S* y se extiende más allá del extremo 3′ del gen para el ARN ribosómico 16*S*, produciendo un ARN policistrónico que corresponde a casi la totalidad de la cadena pesada. El poli(*A*)-ARN 4, que se localiza en la región de los ARN ribosómicos, los ARN mensajeros y los ARN de transferencia, codificados por el resto de la cadena pesada, derivan de este ARN policistrónico por procesamiento del mismo.

¿Por qué dos unidades de transcripción para transcribir la misma región del ADN mitocondrial humano? Su existencia parece que está justificada por la necesidad que la célula tiene de controlar la velocidad de síntesis de los ARN ribosómicos y de las otras dos clases de ARN. Una diferente eficacia de los dos promotores de la transcrip-





8. MODELO PROPUESTO PARA EL PROCESAMIENTO del ARN naciente. El ARN que se va sintetizando se procesa simultáneamente, mientras forma parte de los complejos de transcripción, para dar lugar a los ARN maduros (ARN ribosómicos, ARN de transferencia y poli(*A*)-ARN). El ARN primario se va cortando por los extremos de las secuencias de los ARN de transferencia (o), localizados en los flancos de casi todos los genes. En la figura superior se muestra el procesamiento del ARN policistrónico correspondiente a la totalidad de la cadena pesada, que da lugar a los ARN mensajeros; en la figura inferior, el procesamiento de los precursores de los ARN ribosómicos.

ción puede ser el factor que determina la distinta velocidad de síntesis. De acuerdo con esto, los productos de transcripción de esta zona tienen marcado su destino según comiencen en uno u otro lugar de iniciación.

Uno de los aspectos menos conocidos acerca del ADN mitocondrial humano es el significado de la transcripción de la cadena ligera. Los genes codificados por esta cadena incluyen 8 ARN de transferencia y una subunidad de la NADH deshidrogenasa (ND6). Todas estas secuencias representan solamente un 7 por ciento de la longitud de la cadena ligera. A pesar de esto, la cadena ligera se transcribe casi en su totalidad y lo hace con una velocidad dos o tres veces superior a la de la cadena pesada. Entre los productos de transcripción que se han aislado figuran los 8 ARN de transferencia, un ARN poliadenilado pequeño (ARN 18 o ARN 7*S*) y tres ARN poliadenilados muy largos (ARN 1, 2 y 3), que tienen una vida media muy corta y que pueden ser intermedios en la formación de los ARN de transferencia codificados en la cadena ligera. La secuencia de la subunidad 6 de la NADH deshidrogenasa codificada por esta cadena (ND6) corresponde a los 500 primeros nucleótidos comunes de estos tres ARN; ello sugiere que estos ARN, o algunos derivados suyos, funcionan como ARN mensajeros para este marco de lectura. Se ha identificado un solo lugar de iniciación de la transcripción próximo al extremo 5′ del ARN 18.

¿Qué función tiene el ARN 18? Este ARN, cartografiado muy cerca del origen de replicación (O_H), tiene unos 200 nucleótidos de longitud, es el más abundante y es el único, entre los ARN poliadenilados procedentes de la cadena ligera, que se acumula. Su función es todavía desconocida, pero se especula que, por su localización cerca del origen de síntesis de la cadena pesada, el ARN del cual este ARN ha sido procesado pueda actuar como iniciador de la replicación de la cadena pesada. También, por poseer un tramo de 11 nucleótidos que es complementario al extremo 3′ del ARN ribosómico 12*S* y un pequeño marco de lectura para 22 o 23 aminoácidos, se supone que intervendría en la modulación o en la propia síntesis de proteínas. Hasta ahora, este ARN sólo se ha identificado en las mitocondrias humanas.

¿Por qué se transcribe la cadena completa si posee tan poca información genética? Es muy posible que, como los genes que codifica esta cadena están muy esparcidos, la transcripción completa de la cadena ligera, bajo el control de un solo promotor, represente la forma más económica de expresión de estos genes. Sin embargo, esto no justifica la elevada velocidad de transcripción, por lo que se especula si no desempeñará algún papel en la expresión de los genes de la cadena pesada.

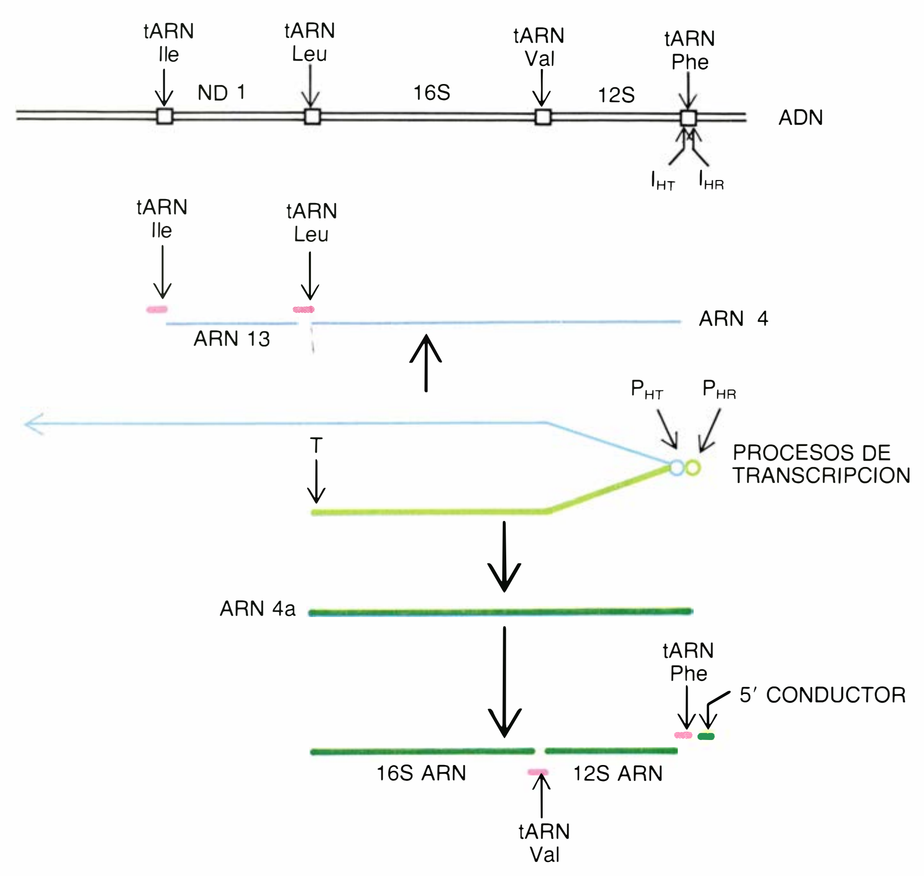
El análisis de la secuencia del ADN mitocondrial de otros mamíferos (bovino, ratón y rata) permite afirmar que todos ellos presentan la misma organización genética. Es más, parece muy probable que esta conclusión pueda extenderse a todos los animales vertebrados en general, puesto que también se ha encontrado la misma disposición de los genes en la rana *Xenopus laevis*. De esta identidad en la organización genética, se puede deducir que el modelo de transcripción del ADN y de procesamiento del ARN observados en las mitocondrias humanas es aplicable también a todos los vertebrados. La mayor diferencia en la secuencia de los genomas mitocondriales de mamíferos radica en la región comprendida entre los genes para los ARN de transferencia de fenilalanina y prolina. En este tramo se encuentran el bucle de desplazamiento, el origen de la síntesis de la cadena pesada y los lugares de iniciación de la transcripción de ambas cadenas.

La organización genética de invertebrados presenta, sin embargo, notables diferencias con respecto a la de mamíferos. Así, tomando como ejemplo a *Drosophila* (mosca del vinagre), se observa en primer lugar que el ADN tiene una región, de tamaño variable (de 1000 a 5100 pares de bases), rica en *A-T*, donde se encuentra el origen de síntesis de la primera cadena que se replica. En estos insectos, la síntesis de la segunda cadena no comienza hasta que se ha sintetizado un 99 por ciento de la primera. La distribución de los genes entre las dos cadenas del ADN no es tan desigual como en las mitocondrias humanas. En *Drosophila*, las secuencias que codifican los dos ARN ribosómicos y los marcos de lectura para las subunidades 1, 4, 4L y 5 de la NADH

PROCESAMIENTO
tARN^Ile 5′ A G A A A U A U G . . . . . 3′
mARN ND 1 5′ . . . . . U C C C C C U C A A A C C U A A A A A A A A A A . . . 3′
PROCESAMIENTO
ARN PRIMARIO 5′ . . . . . U C C C C C U C A A A C C U A A G A A A U A U G . . . . . 3′
TRANSCRIPCION
ADN MOLDE 3′ . . . . . A G G G G G A G T T T G G A T T C T T T A T A C . . . . . 5′
ND 1 tARN^Ile

PROCESAMIENTO
tARN^Gly 5′ A C U C U U U U A . . . . . 3′
mARN CO III 5′ . . . . . A U U G A U G A G G G U C U U A A A A A A A A A . . . 3′
PROCESAMIENTO
ARN PRIMARIO 5′ . . . . . A U U G A U G A G G G U C U U A C U C U U U U A . . . . . 3′
TRANSCRIPCION
ADN MOLDE 3′ . . . . . T A A C T A C T C C C A G A A T G A G A A A A T . . . . . 5′
CO III tARN^Gly

9. MARCOS DE LECTURA MITOCONDRIALES HUMANOS. La mayoría carece de codón de terminación que señala la finalización de la traducción a proteínas. Los ARN que se transcriben de estos marcos de lectura terminan en *UA* o *U*, siguiendo al último codón con sentido (codificador de aminoácidos). Al formarse el ARN mensajero, por procesamiento del ARN primario con la consiguiente poliadenilación del mismo en el extremo 3′ (adición de una cola de nucleótidos de adenina), se genera el codón de terminación *UAA*. En la figura se muestra el extremo 3′ de dos marcos de lectura (subunidad 1 de NADH deshidrogenasa y subunidad III de citocromo *c* oxidasa) y el extremo 5′ de los ARN de transferencia que hay adyacentes.



10. DOS PROCESOS ALTERNATIVOS de transcripción tienen lugar en la región del ADN mitocondrial humano que codifica los ARN ribosómicos. Uno de ellos, el menos frecuente (*azul*), comienza en el lugar de iniciación I_{HT} y va a transcribir la totalidad de la cadena pesada, derivándose del mismo los ARN mensajeros, el ARN 4 y la mayoría de los ARN de transferencia codificados en la cadena pesada. El segundo proceso de transcripción (*verde*), mucho más frecuente que el anterior, empieza en I_{HR} y se limita a la región que codifica los ARN ribosómicos produciendo, por procesamiento del precursor ARN 4*a*, los dos ARN ribosómicos y los ARN de transferencia de fenilalanina y valina. En la parte superior de la figura se muestra un segmento de la cadena pesada correspondiente a esta zona del ADN. I_{HT} e I_{HR} indican los lugares de iniciación de la transcripción de la cadena pesada. P_{HT} simboliza al promotor para la transcripción de la totalidad de la cadena pesada; P_{HR}, al promotor para la síntesis de los ARN ribosómicos; ND, NADH deshidrogenasa.

deshidrogenasa están localizadas en distinta cadena con respecto a los genes de las subunidades I, II y III de la citocromo *c* oxidasa, de las subunidades 6 y 8 de la ATPasa, citocromo *b* y subunidades 2 y 3 de la NADH deshidrogenasa. La organización compacta de los genes y la distribución de las secuencias de los ARN de transferencia vistas en humanos están también presente en estos organismos. En el erizo de mar, la organización genética del ADN mitocondrial difiere de la correspondiente a los mamíferos en que las subunidades 1 y 2 de la NADH deshidrogenasa están localizadas entre los genes de los dos ARN ribosómicos. La disposición del resto de los genes en el ADN es equivalente a la de las células humanas.

A pesar de que solamente se ha analizado el ADN mitocondrial de unos pocos animales, se pueden trazar ya ciertas líneas generales de su evolución. Parece que el ADN mitocondrial de todos los vertebrados exhibe el mismo modelo de organización y expresión de los genes que el descrito en mamíferos y la rana *Xenopus laevis*. Sin embargo, será necesario examinar otros vertebrados, especialmente los más primitivos, antes de generalizar. Los datos obtenidos al analizar el ADN mitocondrial de animales invertebrados indican que, a pesar de haber sufrido una reconstrucción de los genes durante su evolución, conservan todavía las características básicas de compacticidad y economía.

Hemos abordado, a lo largo del artículo, aspectos de la estructura y función del ADN mitocondrial que no tienen paralelo en otro sistema genético. La información de que hasta ahora se dispone ha puesto los cimientos que nos facultan para acometer la solución de otros problemas relacionados con los mecanismos de regulación de este genoma y su evolución. El desafío consistirá en llegar al conocimiento de los mecanismos implicados en la coordinación y control recíproco de la expresión de los genes mitocondriales y de los genes nucleares implicados en la biogénesis mitocondrial.

Busca de alimento en los bosques de la Europa posglacial

La caza y recolección se consideran a menudo mero preludio de la agricultura. Una revisión del tema indica que fue un proceso paralelo, tan productivo como las granjas primitivas

Marek Zvelebil

Hace unos 10.000 años los hielos que durante milenios habían recubierto gran parte de Europa y Asia iniciaron su rápida retirada. Conforme el hielo se derretía, nuevos ambientes se forjaban en el norte de Eurasia. La estepa y la tundra, que habían dominado durante la Edad del Hielo del Pleistoceno, fueron colonizadas por bosques de coníferas y de árboles caducifolios. Una nueva vida surgió en las regiones repobladas de bosques. Durante la Edad del Hielo los habitantes de Eurasia septentrional habían vivido en gran medida a expensas de la caza mayor, a la que acosaban por la estepa helada. El bosque que reemplazó a la estepa era un ecosistema complejo y encerraba una mezcla mucho más rica de plantas y animales comestibles. Las cuadrillas de cazadores y recolectores posglaciales explotaron al máximo la nueva abundancia, recogiendo alimentos vegetales, aves acuáticas y caza menor y mayor.

El modo de vida de los buscadores posglaciales duró hasta que se sustituyó por la agricultura, transformación que tuvo lugar en el norte de Europa hace cosa de 5000 años. Tradicionalmente, el período de cinco milenios, entre el retroceso de los glaciales y la introducción de la granja, se ha venido considerando como un humilde interludio. Se creía que la caza y recolección era un modo rudimentario de subsistir, capaz de sostener tan sólo a grupos pequeños, en movimiento continuo para arrancarle al bosque sus precarios medios de vida. Según el punto de vista tradicional, la caza y recogida de frutos silvestres mal podía competir con la granja como fuente de recursos. En consecuencia, se creía que la agricultura se había propagado con gran celeridad, a partir del Próximo Oriente, por las regiones forestales de Europa, bien fuese por obra de campesinos colonizadores, bien por la adopción que de ella habían hecho las bandas de recolectores, tan pronto como éstos se percataron de la capacidad de aquélla para mejorar sus penosas condiciones de vida.

Pero ese enfoque empieza a cambiar. Ha bastado con que la productividad y complejidad de los buscadores posglaciales se hayan abordado con mayor precisión. Así se ha visto con claridad que el tándem caza-recolección podía sostener a poblaciones mucho más densas de lo que antes se creía. En algunas zonas, los hombres de la busca llevaban una vida relativamente sedentaria, en poblados estables, dueños de una cultura desarrollada y de unos principios de diferenciación social. Estas comunidades no tuvieron prisa en adoptar la forma de vida campesina. Es evidente que en buena parte del norte de Europa la llegada de la agricultura se produjo con gran retraso y que los grupos de cazadores-recolectores no se asentaron hasta que se vieron obligados a ello bajo el apremio de grandes cambios climáticos. La tenaz persistencia de la busca, hasta mucho después de que ésta "hubiera debido" desaparecer, es uno de los factores que han llevado a la profunda revisión que la caza-recolección posglacial está experimentando. Y creo que cuando esa revisión esté completa, la busca en los bosques posglaciales se considerará un proceso estrictamente paralelo a la agricultura y capaz, durante algún tiempo al menos, de ser tan eficaz como medio de subsistencia.

La zona forestal euroasiática, a que se refieren los nuevos puntos de vista, no es en modo alguno uniforme como sistema ecológico. En septentrión, los bosques suelen ser de coníferas; en latitudes más templadas predominan las especies caducifolias, o una mezcla de caducifolias y de coníferas. La distribución de estos componentes ha cambiado notablemente durante las fluctuaciones climáticas de los últimos 10.000 años. En la época del florecimiento de las sociedades de cazadores y recolectores posglaciales, la zona de bosques se extendía más al norte de lo que hoy lo hace. Algunas áreas que son ahora pradera o semidesierto estaban entonces cubiertas de bosque estepario y de arboledas.

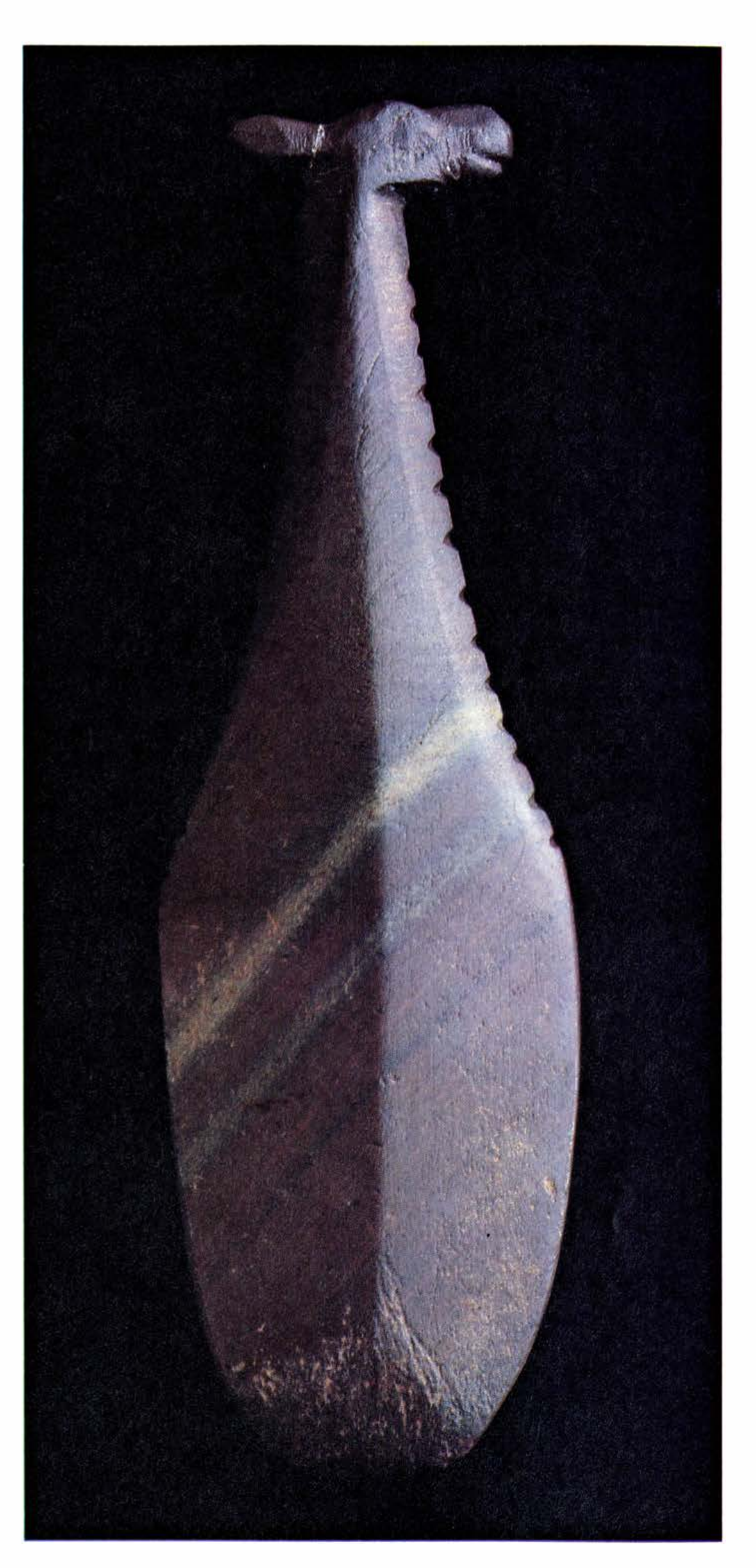
Para encuadrar tales variaciones, emplearé una delimitación geográfica amplia, de la zona de bosque, mejor que la estrictamente ecológica. Para mi propósito, la zona forestal abarca la mayor parte de Europa al norte de los 40 grados de latitud. (El grado 40 de latitud se extiende por el centro de España, sur de Italia, península del Egeo y norte de Turquía antes de alcanzar el mar Caspio.) Uno de los rasgos más significativos de la región así delimitada es que durante el Pospleistoceno muchos de sus recursos estaban concentrados cerca de masas de agua: ríos, lagos y mares.

Otra importante faceta de la ecología de la zona forestal era que la cantidad de recursos disponibes fluctuaba intensamente con el tiempo. Las fluctuaciones eran de varios tipos. Uno de ellos tenía larga duración y debíase a la estructura del bosque euroasiático. En éste, la cadena alimentaria está dominada por el reno, la liebre y aves de caza, especies que se alimentan de plantas y a su vez proporcionan sustento a otros depredadores (oso y lince). Muchas de estas especies menores eran oportunistas (en el sentido ecológico). Como crían con rapidez y tienen grandes camadas, sus poblaciones tienden a aumentar con celeridad si

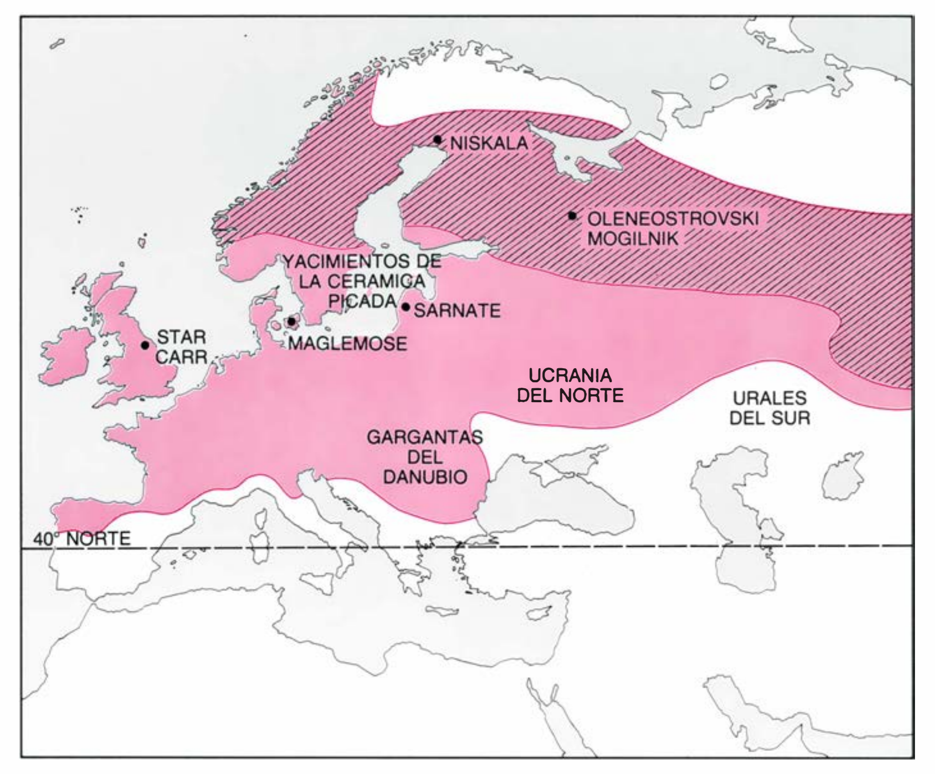
disponen de más alimento. Si las especies de las presas aumentan, los depredadores hacen otro tanto. A menudo el resultado final es un "estallido" de la población de las presas. La presencia de muchas especies menores oportunistas condujo indudablemente a variaciones extremas e imprevisibles en los recursos alimentarios de que disponían los grupos de cazadores y recolectores.

El segundo tipo de fluctuación, que es más previsible y tiene una menor duración, son las variaciones que acompañan al ciclo de las estaciones. Los bosques del norte de la Zona Templada viven en lugares sumamente estacionales. El tipo y cantidad de alimento disponible varía mucho de una estación a otra. Gran parte de esta variación es debida al hecho de que algunos de los recursos alimentarios más importantes son migratorios, incluidas muchas especies de aves acuáticas y peces anádromos, tales como el salmón, que regresan del océano cada año para criar en los ríos en donde nacieron. El cuadro de la emigración implica que algunas especies sólo están disponibles durante breves períodos del año, que tienden a caer en primavera y otoño. En otras épocas del año, particularmente en la más fría del invierno, el alimento puede escasear mucho.

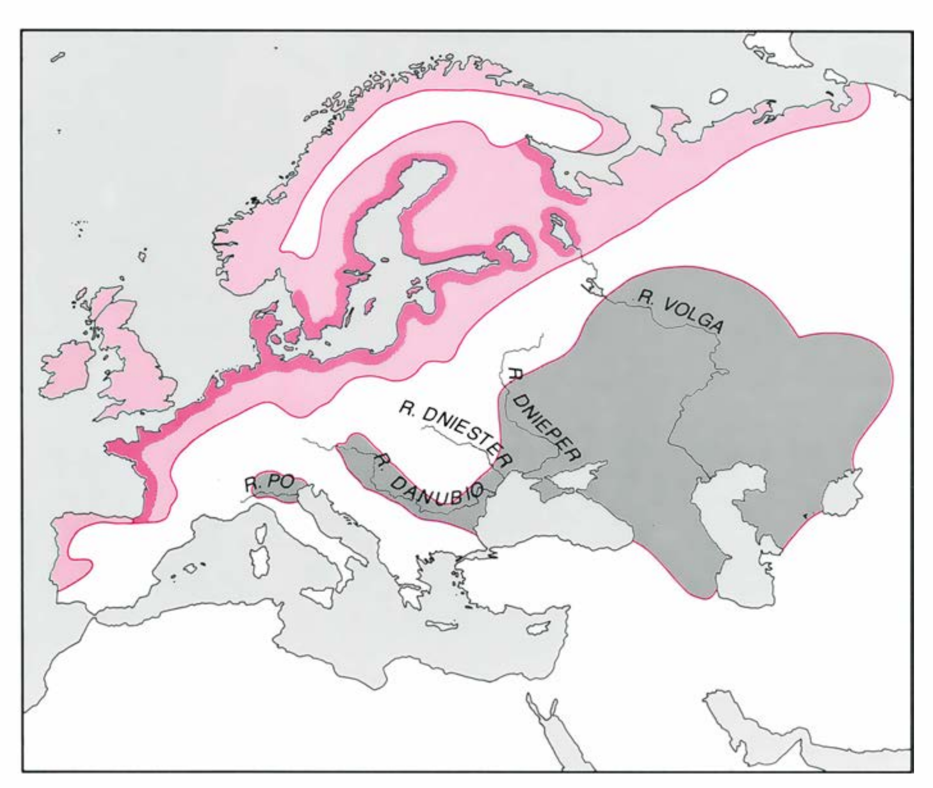
¿Cómo hacían frente a esa variabilidad los habitantes de la Europa posglacial? Una posible respuesta a esa pregunta sería la agricultura. Pero la agricultura no era una opción verosímil al principio para los habitantes de la zona forestal. La razón estriba en que la agricultura, tal y como se desarrolló en el Cercano Oriente, se funda en la labranza y en la ganadería. Estas prácticas dependen a su vez de la presencia combinada de especies susceptibles de ser domesticadas; a saber, plantas para cultivar y animales para mantener en cautividad. En el Cercano Oriente los cereales constituyeron la base de la agricultura, y las ovejas y las cabras hicieron lo mismo por la ganadería. El



1. OBJETO DE PIZARRA con la cabeza de alce hallado en un yacimiento próximo a la aldea de Niskala, en el norte de Finlandia. El objeto, hermosamente estriado, fue tallado en el tercer milenio antes de Cristo por uno de los componentes de una banda de cazadores-recolectores. Algunos arqueólogos creen que este útil era un cuchillo, pero el autor considera que su función era principalmente social: su posesión realzaba la posición social del dueño. A finales del período posglacial, tales muestras de posición aparecían con frecuencia en los bosques de Europa, lo que podría indicar un incremento de la competencia social entre los distintos grupos recolectores que vivían en ellos. El objeto con cabeza de alce se encuentra en el Museo Nacional finlandés de Helsinki.



2. ZONA FORESTAL EUROASIATICA donde surgieron culturas de la busca compleja. Consta de varios componentes. Gran parte del norte de Europa y de Asia está cubierta de bosques de coníferas, bosques caducifolios y bosques compuestos por una mezcla de los dos tipos de vegetación (*color*). El norte de la zona en cuestión está cubierto de bosques de coníferas exclusivamente (*área tramada*). La extensión del bosque de coníferas y la extensión de la zona del bosque misceláneo han fluctuado considerablemente durante los últimos 10.000 años. En parte por esa razón, el autor del artículo ha preferido emplear una definición amplia de la zona forestal, que abarca la mayor parte de Europa al norte del paralelo 40 (*línea discreta de rayas*).



3. DISTRIBUCION DE LOS RECURSOS de la zona forestal: es desigual; los animales y las plantas que proporcionan el alimento están concentrados cerca de las masas de agua. En el norte y en el oeste de Europa las zonas más ricas se hallan junto al océano Atlántico (*color*). Dentro de esa región las áreas más productivas están situadas a lo largo de ciertas costas (*color intenso*). En la mitad oriental de Europa, los recursos se concentran en las cuencas de los ríos Volga, Dnieper y Dniester, así como en los valles del Po y del Danubio (*gris*). La abundancia de recursos alimentarios disponibles en estas áreas sirvió de base para las culturas de la busca compleja, que llegaron a especializarse en la explotación de determinadas especies acuáticas.

bosque del norte carecía de tan propicia combinación. Algunas especies podían domesticarse, pero éstas tendían a producirse aisladamente, y no como parte de la escala de organismos que era necesaria para hacer posible la agricultura.

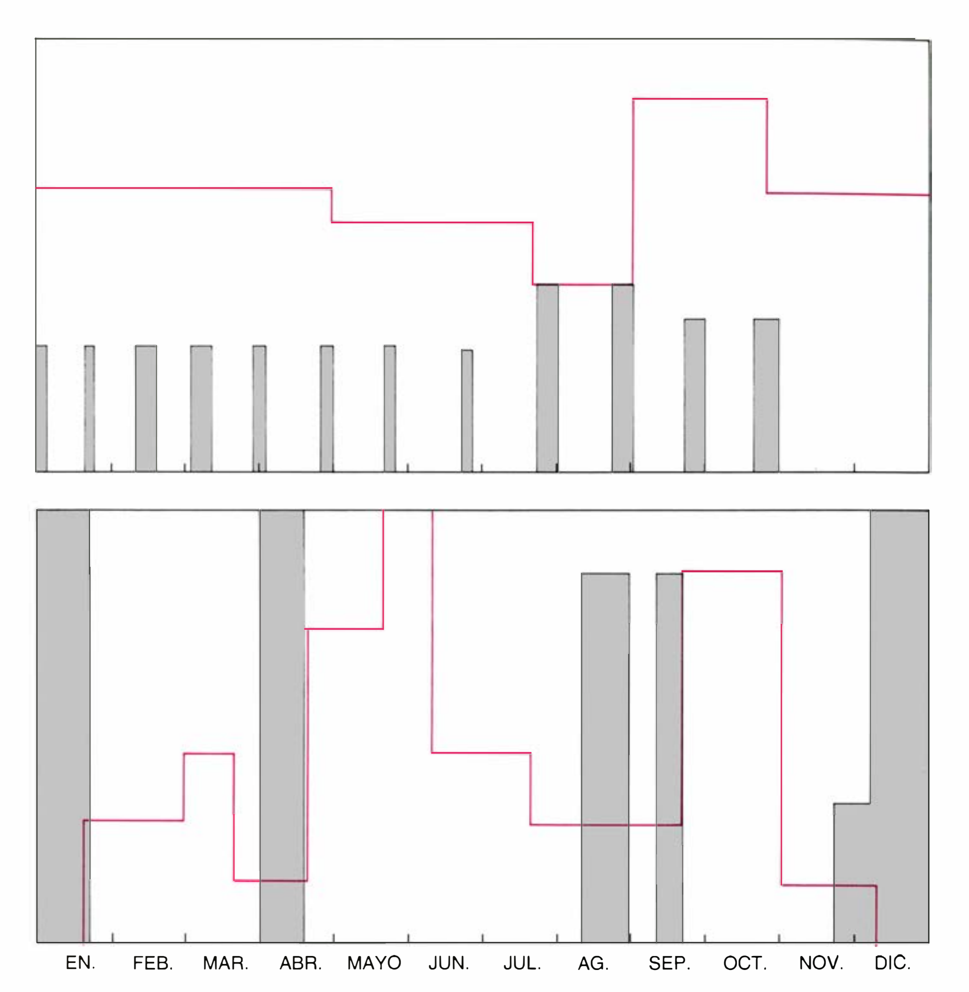
Sin embargo, la agricultura sólo es un sistema para incrementar la producción de recursos con que hacer frente a la inestabilidad inherente al medio ambiental. Otros sistemas son posibles, y todos ellos tienen algo en común con la agricultura: el aumento de la inversión de trabajo para la obtención del alimento. Por ejemplo, la mayor inversión –lo que se llama intensificación– podría empezar por acumular un gran conocimiento del ciclo vital de una especie determinada. Sobre la base de ese conocimiento, se podrían descubrir nuevos métodos de capturar la presa. De este modo, una especie alimenticia podría ser tratada de manera que su rentabilidad aumentase sin llegar a la plena domesticación.

Los registros arqueológicos indican que una especialización de ese género fue el sistema de intensificación adoptado por muchos grupos posglaciales. Los organismos en que se especializaron fueron acuáticos en la mayor parte de los casos, porque la tendencia a la especialización tuvo lugar en el marco de un desplazamiento global de los recursos de la tierra a los recursos del agua. A comienzos del período posglacial los principales recursos alimenticios, en la mayoría de las estaciones, eran ungulados: ciervo, reses bravas y otras especies de caza mayor. Más tarde, en tiempos posglaciales, hubo una tendencia al establecimiento de estaciones especializadas, donde una fracción significativa de la dieta estaba constituida por una o unas pocas especies. Y generalmente estas especies eran acuáticas: peces, moluscos, aves migratorias y mamíferos (focas). El desplazamiento hacia los recursos acuáticos no se produjo simultáneamente a lo largo de los bosques euroasiáticos. Al sur de los Urales se pueden detectar sus comienzos en restos datables entre 7000 y 5000 a.C.; en las gargantas del Danubio, en Yugoslavia, la fecha equivalente es hacia 5500 a.C.; en la Escandinavia peninsular, 4000 a.C., y en el este de la región del Báltico 3000 a.C.

La cultura de la Cerámica Picada del sur de Suecia ofrece un buen ejemplo de una economía especializada. Los grupos de dicha cerámica, que florecieron a lo largo de las costas suecas du-

rante el tercer milenio a.C., vivían principalmente de la foca anillada. Varias adaptaciones culturales significativas aumentaron la eficiencia con que estos grupos cazaban focas y usaban las capturas de las mismas. Los cazadores de la Cerámica Picada desarrollaron su propia técnica para hacer arpones, finamente elaborada, que hacía muy probable la muerte de la foca si ésta se ponía a tiro. Después de la caza, la grasa y el sebo se almacenaban en grandes tinajas de barro, que pueden haber sido creadas especialmente con ese destino. El propio emplazamiento de las comunidades de la Cerámica Picada refleja la especialización en la foca. Las focas anilladas se cazan en primavera en el hielo de la costa donde tienen sus crías, y las estaciones se situaban cerca de ensenadas y de otros accidentes costeros naturales que proporcionaban fácil acceso a los criaderos de las focas.

La cultura de la Cerámica Picada aporta ejemplos de varios rasgos esenciales del sistema especialista. Para lograr la máxima captura durante el breve período en que la presa es accesible hace falta a menudo disponer de utensilios especializados, tales como la tecnología del arpón de los cazadores de la Cerámica Picada. Los utensilios especializados suelen requerir más tiempo para crearlos y repararlos que los utensilios de uso general, pero ese trabajo no se puede hacer durante el momento culminante de la estación de caza. De ahí que sea crucial para los especialistas la administración de su tiempo: hay que encontrar intervalos de tiempo para el mantenimiento del instrumental en los breves períodos de antes y después de la "cosecha". Es más: si la captura efectuada en un breve período debe satisfacer una gran parte de la dieta durante un período largo, es imprescindible el almacenaje. Pues bien, la cultura de la Cerámica Picada corresponde a uno de los grupos de la busca posglacial que tenía métodos fiables para almacenar alimento.

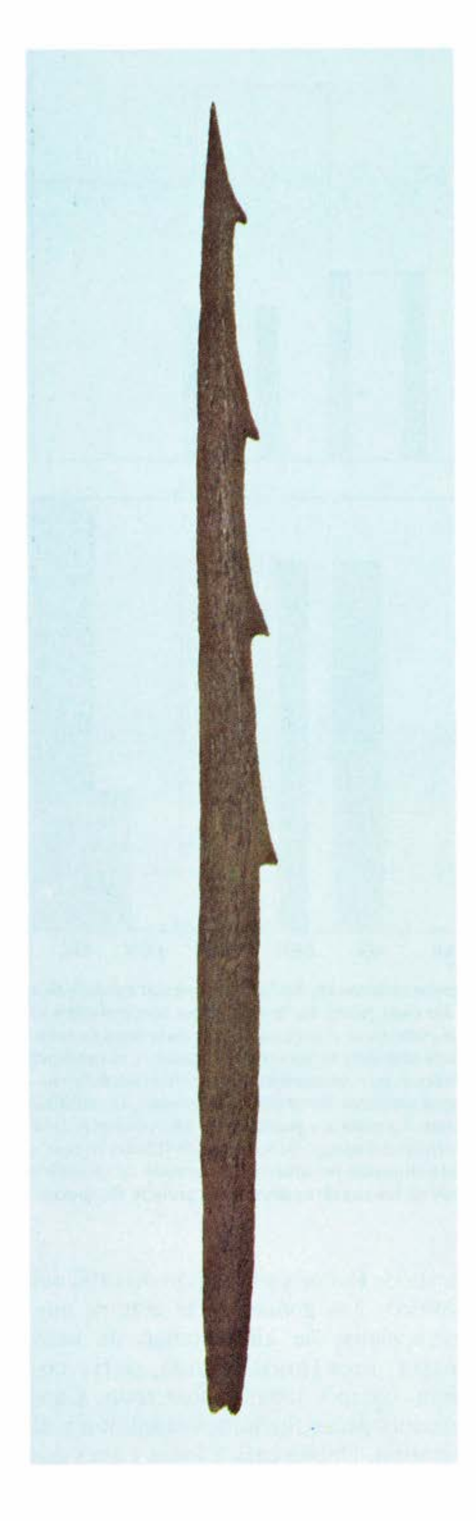


4. PROGRAMACION DEL TIEMPO entre los cazadores-recolectores. En la zona forestal euroasiática difiere radicalmente de lo que acontece en los trópicos. En cada panel, las barras grises corresponden al tiempo invertido en la preparación de las herramientas, mientras que el área encerrada en la línea de color corresponde al tiempo empleado en la busca. En un supuesto ambiente tropical (*panel superior*), la cantidad de alimento disponible no experimenta grandes fluctuaciones y, por consiguiente, la preparación de las herramientas puede hacerse a lo largo del año. En un supuesto ambiente forestal (*panel inferior*), la cantidad de alimento fluctúa considerablemente según las estaciones. La puesta a punto de las herramientas debe concentrarse en períodos de poca actividad, de modo que en los del apogeo de las disponibilidades se pueda emplear, en la busca, la máxima cantidad de tiempo. Esta situación promueve el desarrollo de utensilios especializados al objeto de incrementar así el rendimiento de las capturas durante el período de apogeo.

La tecnología especializada, particularmente cuando estaba combinada con métodos para almacenar alimento, contribuyó a estabilizar el abastecimiento de víveres. Aun así el sistema especialista no estaba exento de riesgos. Concretamente, la concentración en una fuente de alimento hacía vulnerable al grupo ante cualquier fluctuación que experimentase la población de aquella especie. Dada la inestabilidad del entorno forestal, a largo plazo la población de cualquier especie estaba abocada a la fluctuación. Cabía la solución de diversificar la dieta alimentaria ampliando la escala de plantas y animales que se explotaban para obtener alimento.

La diversificación acentuó el contraste entre los buscadores posglaciales y sus predecesores altopaleolíticos de la Edad del Hielo del Pleistoceno. Muchos grupos euroasiáticos del Paleolítico Superior vivían a expensas de unas cuantas especies de caza mayor, tales como el reno, los caballos salvajes y los mamuts lanudos. A principios del período posglacial ese reducido margen aumentó considerablemente. La cultura maglemosiense, así llamada por la turbera danesa en que se encontraron sus primeros restos culturales, ofrece un buen ejemplo de diversificación. Durante los milenios octavo y séptimo a.C., la cultura maglemosiense se extendía por el este de Inglaterra, la cuenca del mar del Norte (que entonces estaba desecada), Dinamarca, norte de Polonia y la región oriental del Báltico. Las gentes de la cultura maglemosiense se alimentaban de caza mayor: uros (toros bravos), ciervo común, corzo y jabalí, sobre todo. Capturaban peces, incluidos el salmón y el esturión. Daban caza a focas y aves migratorias junto a caza menor del tipo de la liebre y del castor. También aprovechaban una serie de plantas nutricias, incluidas las nueces, las castañas de agua y en algunas zonas los nenúfares también.

Cuando el sistema especialista aportó utensilios destinados a menesteres cada vez más restringidos, la propia estrategia de diversificación exigió herramientas aplicables con la misma eficiencia a muchas tareas. La tecnología en cuestión no tardó en nacer, y su elemento más importante fue un tipo de hoja pequeña de piedra, una cuchilla llamada microlito. Los microlitos, que se encuentran en casi todos



5. PUNTA DE LANZA CON ALETAS, hecha de asta de ciervo. Era una herramienta especializada, desenterrada en Star Carr, al norte de Inglaterra. A comienzos de la época posglacial, Star Carr daba asiento a una comunidad de la cultura maglemosiense. Sus miembros pueden haber empleado esta punta de lanza para cazar alces o ciervos, entre otras piezas de caza mayor. En la vega de Pickering, en Yorkshire, donde Star Carr está situado, la estación culminante de la caza de estas especies caía probablemente en invierno. Este carácter estacional hacía del ciervo y del alce candidatos óptimos para la caza con útiles especializados. Estas herramientas especializadas, que requieren una cuidadosa preparación, se emplean con el máximo provecho para explotar recursos que aparecen en momentos previsibles, aunque breves, y ofrecen oportunidad de crecidas ganancias. La punta de asta con aletas está en la colección del Rotunda Museum, de Scarborough.

los yacimientos posglaciales, tienen por lo general entre uno y dos centímetros de largo. Su forma varía de trapezoidal a triangular o lunulada (forma de media luna). Los microlitos se hacían rompiendo una cuchilla mayor, que solía ser de sílex. Después de separarla así de la hoja mayor, se le daba a la esquirla de piedra la forma deseada. Una vez conformada ésta, la piedra solía incrustarse en un mango de madera, asta o hueso. Las grandes virtudes de la tecnología de los microlitos estribaban en la fácil reparación de cada pieza y en la variedad de sus aplicaciones. Era muy sencillo quitar una cuchilla de su mango y afilarla o reemplazarla por otra nueva. De este modo, una partida de cazadores podía reequiparse en plena cacería a la vista de una pieza inesperada.

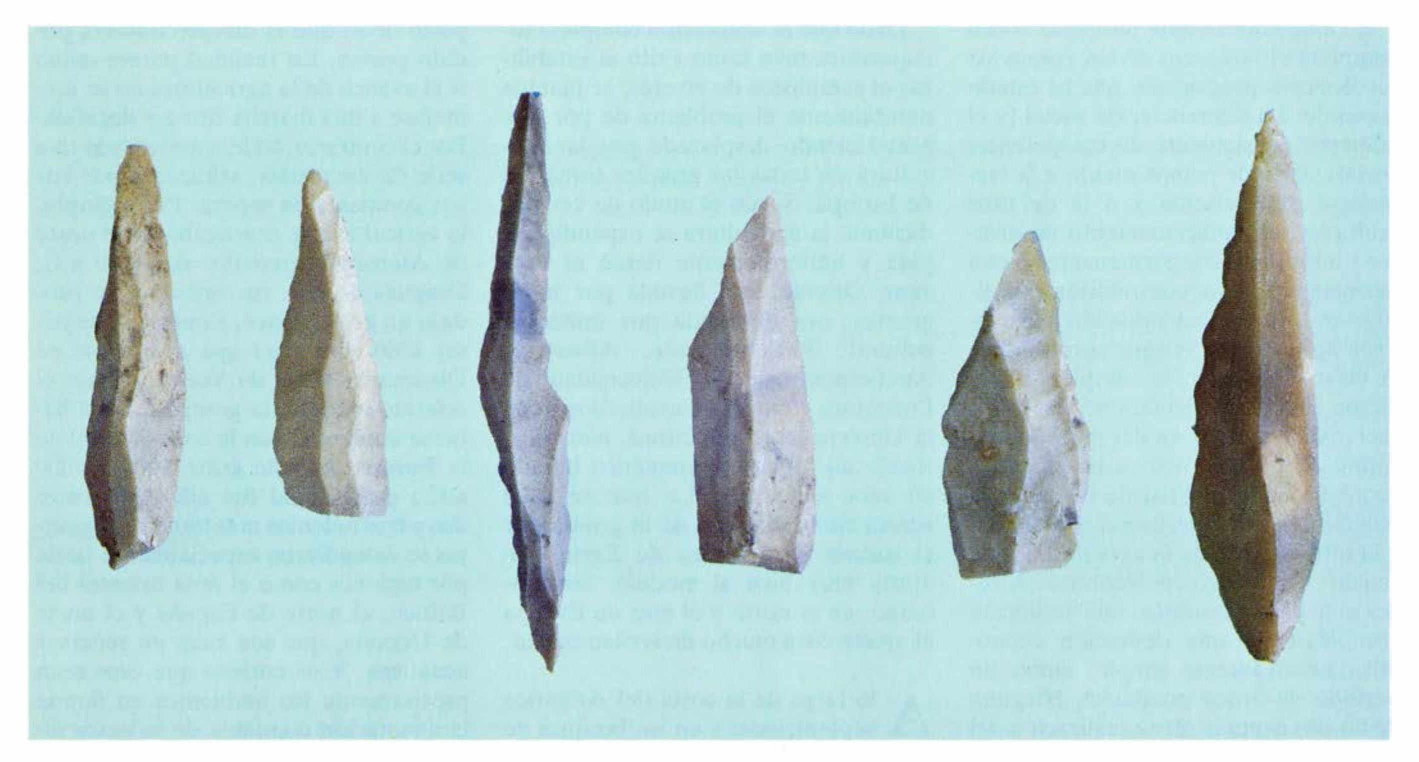
En rigor, la capacidad de reequiparse durante la cacería pudo haber constituido la clave de la tecnología de los microlitos, su gran ventaja. Esta tecnología se empleaba probablemente en situaciones en que los cazadores emprendían la busca de alimento sin tener en la cabeza una pieza especial. Si la caza se divisaba, las menudas cuchillas de piedra podían recibir la forma deseada, para cobrar aquella presa, en cuestión de muy poco tiempo. La tecnología de los microlitos, que requería una inversión de trabajo relativamente pequeña, se adaptaba, pues, muy bien a situaciones en que no se pueden prever el tipo ni la cantidad de caza. En contraste, la tecnología especializada, que requería una inversión considerable de tiempo de trabajo, se ajustaba mucho mejor a situaciones en que los recursos operan dentro de un esquema previsible.

Aunque los útiles especializados y los de usos múltiples operaban según principios diferentes, no hay que pensar que fuesen contradictorios. Lo que en realidad parece es que se complementaban entre sí magníficamente. El sistema de la diversificación (puesto en práctica con la tecnología microlítica) reducía los riegos inherentes a la estrategia especializada. Combinando los dos enfoques, un grupo posglacial podía tener la seguridad de un abastecimiento de víveres adecuado y razonablemente fiable.

La comprobación física de esta hipótesis la han dado muchas estaciones posglaciales donde se han encontrado juntos los útiles especializados y los microlitos. Un ejemplo es Star Carr en el nordeste de Inglaterra, que era la estación de una comunidad maglemosiense. Excavando allí en la década de 1950, Grahame Clark, de la Universidad de Cambridge, descubrió alrededor de 200 puntas de lanza con aletas, de asta de ciervo, al lado de útiles microlíticos. Una plausible interpretación sería que las puntas de asta con aletas se empleaban para abatir piezas del tipo del alce o del ciervo, en plena época de los mismos, mientras que las armas microlíticas se usaban en expediciones de caza donde las presas no se podían prever con facilidad y se podía encontrar una cualquiera de entre una gran variedad de especies.

La amalgama de los sistemas especializado y diversificado resultó muy eficaz para amortiguar las oscilaciones de la zona de bosques. Quizá la mejor prueba de que el abastecimiento de víveres se había hecho más fiable la proporcionan los poblados posglaciales. A menudo tienen el aspecto de ser tan permanentes y complejos como las primeras aldeas de campesinos. Es más, algunas de estas estaciones, como por ejemplo Sarnate, en Letonia, parecen haber estado ocupadas durante todo el año. En otros yacimientos los excavadores han encontrado restos de viviendas con suelos, hogares de albañilería, despensas y tabiques para dividir el espacio interior. Estos edificios distan mucho del cuadro usual de la vida del cazador y recolector. Su permanencia relativa indica que se había producido un cambio fundamental en la vida de algunos buscadores. En vez de moverse continuamente en busca de alimento, el grupo permanecía ahora en un sitio la mayor parte del año (si no el año entero), enviando pequeñas cuadrillas al territorio circundante para realizar tareas específicas de caza y recolección.

Junto con la mayor permanencia en la habitación, se produjeron adelantos sociales que acabaron por elevar a los grupos de buscadores por encima del nivel social rudimentario que se atribuye generalmente a las comunidades de cazadores y recolectores. Uno de esos adelantos fue la aparición de diferencias de riqueza, poder y posición dentro de los miembros de la comunidad. La diferenciación social se aprecia óptimamente en los cementerios posglaciales, de los que se han excavado hasta ahora en Europa unos veinte. El mayor y más rico de todos es Oleneostrovski Mogilnik (cementerio de la isla de los Ciervos) junto al lago Onega, en el norte de Rusia. La isla de los Ciervos, que data del sexto milenio a.C., fue excavada por Nina Nikolaevna Gurina, del Instituto de Arqueología de Leningrado, en la década de 1950. Re-



6. LOS MICROLITOS son trozos de piedra afilados e incrustados en mangos de hueso, madera o asta. Los que se ven aquí proceden de Deercar, en Yorkshire. Se trabajaron en los milenios octavo o séptimo antes de Cristo. Tales hojas menudas, que se encuentran en casi todos los yacimientos posglaciales, constituían el elemento principal de una tecnología de usos múltiples. Al divisar la presa, el cazador podía quitar del mango la esquirla y darle otra forma, equipándose así para cobrar una extensa gama de piezas. La tecnología microlítica era empleada, probablemente, cuando una partida de cazadores emprendía la marcha sin tener en la mente una presa particular. Era el complemento de la tecnología especializada, apropiada para expediciones meticulosamente preparadas.

cientemente, John M. O'Shea, de la Universidad de Michigan, y yo analizamos los resultados de la isla de los Ciervos para ver qué podía decirnos acerca de la estructura social.

Tanto a O'Shea como a mí nos interesaba especialmente la distribución de artefactos entre las tumbas. Queríamos saber si la distribución era desigual y lo bastante sistemática para revelar la existencia de grupos de posición dentro de la sociedad. Observamos que la posición variaba en distintos planos sociales. El primero de estos planos era el de la riqueza. Los ornamentos recuperados en las tumbas permitían distinguir tres grupos. Muchos de los objetos de adorno son collares de dientes de animales, y el tipo de dientes puede servir de indicador de la riqueza material. Las tumbas del grupo más rico contenían collares hechos con el artículo más apreciado: los dientes de oso. Un grupo intermedio había sido enterrado con collares de incisivos de castor o de dientes de alce. Y, por último, los del grupo más pobre habían sido inhumados sin adornos.

Otras dos formas de diferenciación social, por lo menos, se ponían de manifiesto entre las tumbas de la isla de los Ciervos. Una de ellas era la existencia de funciones especiales dentro de la comunidad. Una serie de tumbas, ocupadas exclusivamente por esqueletos masculinos, contenía ricos depósitos de puntas de lanza de hueso, pero ningún otro artefacto. Estos serían restos de hombres que ostentaban responsabilidades especiales como cazadores, responsabilidades asignadas a ellos por la comunidad. Otra serie de sepulturas, que contenían una abundancia no usual de ornamentos, podría haber pertenecido a especialistas en el ritual. A diferencia de los miembros ordinarios de la comunidad (que eran enterrados extendidos en fosas horizontales), los supuestos encargados del ritual eran enterrados en tumbas de pozo verticales. Además, algunas diferencias en riqueza y posición parecen haberse transmitido de generación en generación, como lo acredita la presencia de tumbas provistas de un impresionante ajuar funerario junto con esqueletos de niños.

La conclusión de que las sociedades de recolectores posglaciales experimentaron un proceso de diferenciación social, que las elevó por encima del nivel igualitario, se ve reforzada por un elemento que se encuentra repartido con regularidad por toda la zona forestal. Los bosques del norte están repletos de objetos tallados en madera, hueso o piedra, fechados en el período posglacial. Los temas representados con mayor frecuencia son animales del bosque: alce y oso, o aves acuáticas; también hay estatuillas antropomorfas. Un aspecto intrigante de estas esculturas es que, conforme avanzó el período posglacial, se fueron haciendo en mayor número y se fueron distribuyendo con mayor amplitud por las regiones forestales.

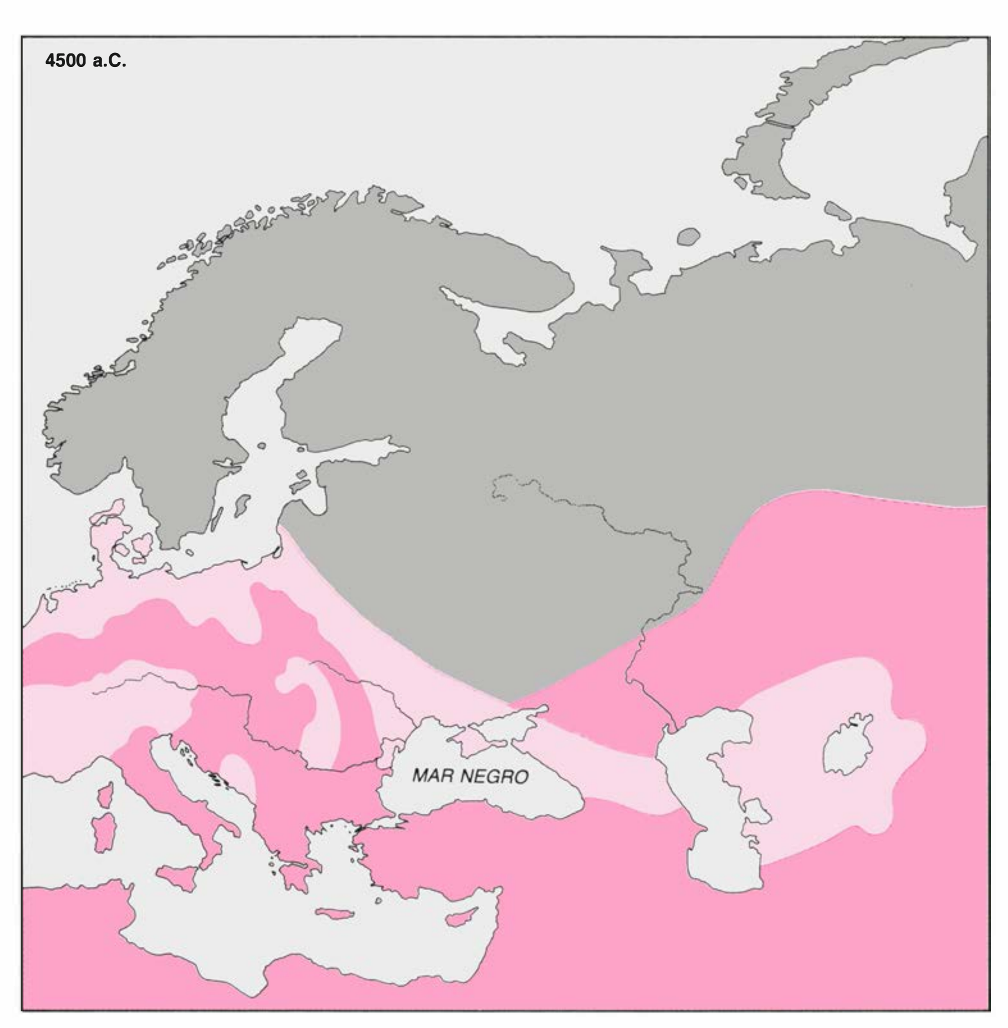
La mayoría de estas tallas no tiene una clara aplicación utilitaria. Su función parece haber sido social. En una cultura sin dinero, los objetos hermosamente tallados, cuya factura requería un tiempo y una destreza considerables, constituían objetos de valor. El que los poseía en propiedad impresionaba a los restantes miembros del grupo. Barbara Bender, del University College de Londres, ha señalado (en un contexto social algo distinto) que la difusión de objetos de valor puede reflejar un aumento de la competencia social. O'Shea y mi colega Paul Halstead han postulado que tales piezas pudieron haber servido también a modo de "reserva social", acumuladas en tiempo de abundancia y después intercambiadas por alimentos u otros artículos de primera necesidad en épocas de escasez. De este modo, para un individuo, las piezas de valor no sólo podían significar riqueza y posición, sino también proporcionarle una seguridad suplementaria ante las fluctuaciones en el abastecimiento de víveres.

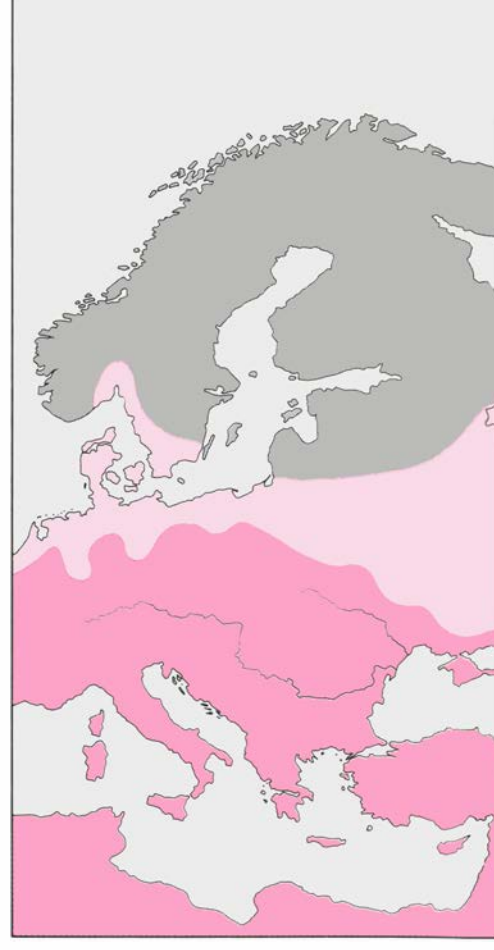
La aparición de una jerarquía social completa el bosquejo de los grupos de recolectores posglaciales que he estado trazando. La diferenciación social (y el aumento consiguiente de competencia social) sirvió de complemento a la tecnología especializada y a la de usos múltiples, al almacenamiento de víveres y a los poblados permanentes o casi permanentes. Esa constelación constituye una compleja adaptación a la ecología de la zona de bosque euroasiática. A mi modo de ver, la compleja adaptación a la busca debiera servir de característica definidora del período mesolítico. El Mesolítico es la época intermedia entre el final de las culturas paleolíticas de la glaciación pleistocena y la introducción de la agricultura, que señala el comienzo del Neolítico. A veces se le da al Mesolítico una definición cronológica o una definición económica relativamente simple, como un período de busca posglacial. Ninguna de las dos capta la plena realización del desarrollo social que supone la adaptación a la caza y recolección.

Dado que la adaptación compleja forrajeadora tuvo tanto éxito al estabilizar el suministro de víveres, se plantea naturalmente el problema de por qué acabó siendo desplazada por la agricultura en todas las grandes comarcas de Europa. Según el modo de ver tradicional, la agricultura se expandió rápida y uniformemente desde el Próximo Oriente, ora llevada por inmigrantes, ora difundida por imitación cultural. Recientemente, Albert J. Ammerman, de la Universidad de Princeton, y Luigi L. Cavalli-Sforza, de la Universidad de Stanford, han construido un modelo matemático basado en esos supuestos. Lo que se sabe acerca de la difusión de la granja por el sudeste y el centro de Europa se ajusta muy bien al modelo. Sin embargo, en el norte y el este de Europa el ajuste dista mucho de ser tan bueno.

A lo largo de la costa del Atlántico septentrional y en los bosques de la Europa oriental y septentrional, las granjas se extendieron mucho más despacio de lo que el modelo hubiera podido prever. En realidad parece como si el avance de la agricultura no se asemejase a una marcha firme y decidida. Por el contrario, todo apunta hacia una serie de escapadas, salpicadas por largos compases de espera. Por ejemplo, la agricultura se practicaba en el norte de Alemania alrededor del 4500 a.C. Después de eso, sin embargo, se produjo un gran retraso, y hubieron de pasar 1200 años para que apareciese en Dinamarca y sur de Suecia. Según el referido modelo, la granja debiera haberse implantado en la zona forestal de la Europa del este entre 5000 y 4000 a.C.; en realidad fue adoptada entre dos y tres milenios más tarde. Las granjas se extendieron especialmente tarde por regiones como el área oriental del Báltico, el norte de España y el norte de Ucrania, que son ricas en recursos acuáticos. Y es curioso que esos sean precisamente los ambientes en donde la adaptación compleja de la busca alcanzó la cima de su desarrollo.

Cuando examinamos el panorama





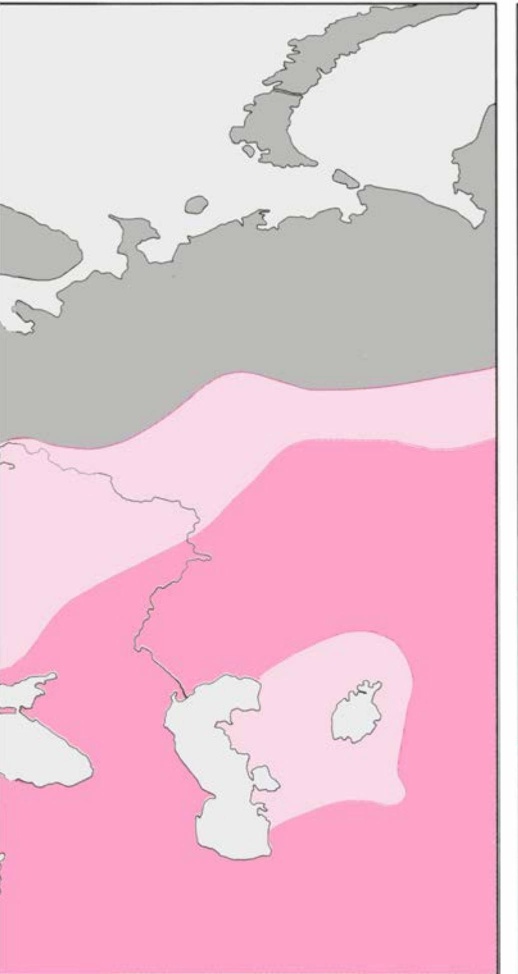
7. EXPANSION DE LA AGRICULTURA desde el Próximo Oriente a través de Europa. Experimentó un retraso en la zona forestal. La región de color rojo oscuro de cada mapa corresponde al territorio donde la agricultura se había implantado; la gris, al territorio de los grupos de caza-recolección. La región de color claro representa una "zona disponible", donde los grupos de caza-recolección habían tenido contacto con campesinos y conocían las técnicas de la agricultura, pero no habían adoptado todavía la forma de vida sedentaria. En la parte norte del Atlántico, incluidas Dinamarca y las tierras colindantes, la agri-

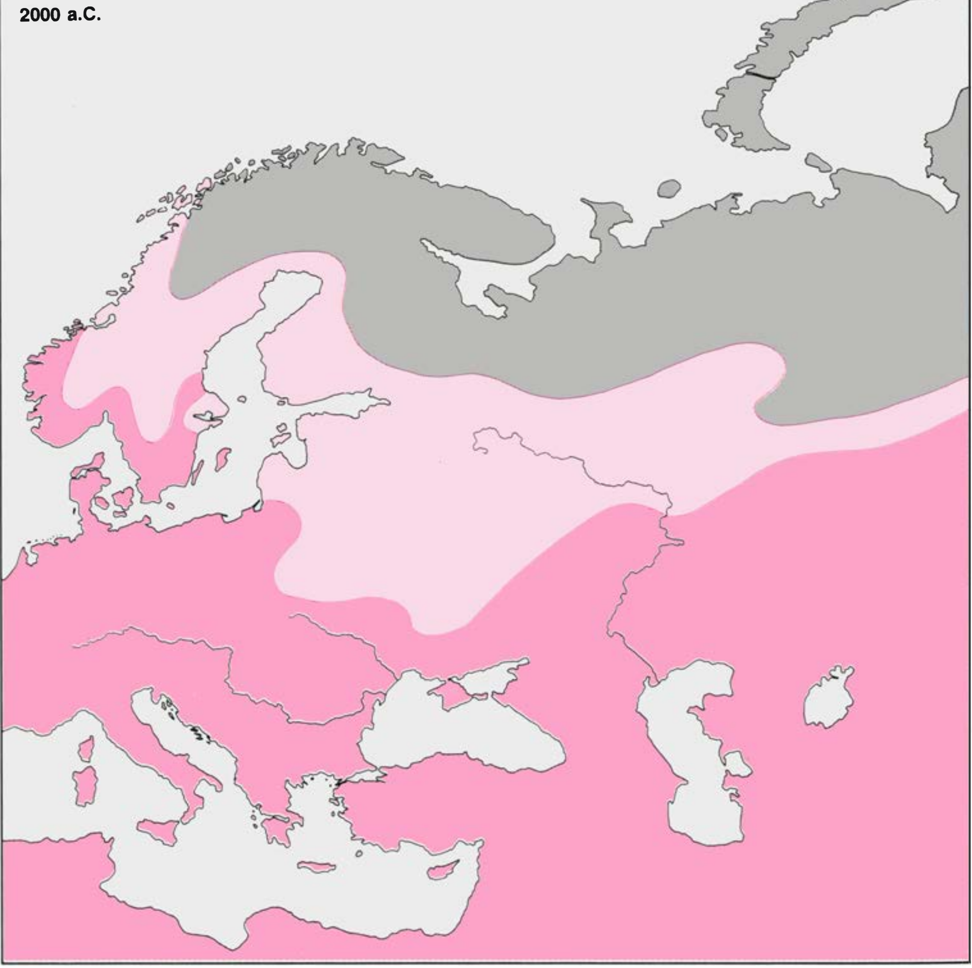
arqueológico a escala geográfica menor, se ve claro que en algunas partes de la zona forestal la agricultura fue adoptada aún más tarde de lo que un examen general de Europa podría indicar. Algunos estudiosos han cedido a la tentación de considerar el primer hueso de un animal domesticado, o el primer grano de cereal que se encuentra en una estación prehistórica, como testimonio de la agricultura. Y sin embargo, estos son artículos que se podían haber obtenido por vía comercial. Es mucho más lógico aceptar la aparición constante de especies domesticadas como criterio para la transición de la busca a la agricultura. En algunas áreas la diferencia entre las dos fechas es considerable. En Finlandia, la región oriental del Báltico y muchas partes de Rusia, se depositaron restos aislados de especies domesticadas hasta mil años antes de que empezase la agricultura sistemática.

Lo que resulta del examen de la zona fronteriza que separa a los granjeros de los recolectores es, pues, un cuadro de un período largo en el que la agricultura era accesible a los buscadores, pero no era puesta en práctica. Esta imagen plantea el problema de por qué los recolectores anduvieron tan remisos en adoptar la agricultura. Para mí, las granjas no eran necesariamente ventajosas, en particular cuando se trataba de comunidades que se especializaban en la explotación de los recursos acuáticos.

En culturas tales la adopción de la agricultura hubiese requerido el abandono de una gran inversión en tecnología especializada y en formas de organización social adaptadas específicamente a la búsqueda compleja. Es más, la introducción de la granja hubiera dado lugar a problemas de planificación, porque en la zona del bosque euroasiático la mayor parte de las especies cultivadas se cosechan en otoño, que es la época del apogeo de la caza. De todos modos, el incentivo para implantar la granja debió ser pequeño, por lo menos al principio, por no haber una necesidad apremiante de incrementar la productividad. La estrategia de la busca especializada permitía sostener densidades de población bastante altas y absorber algunas fluctuaciones en sus recursos. Por tanto, la explicación del tránsito a la agricultura no hay que buscarla en la superioridad natural de la granja, sino en otros motivos.

Una explicación plausible es que la granja se introdujo para remediar los fallos de recursos específicos. La esencia de la economía compleja de la busca era el equilibrio entre las contadas especies explotadas intensivamente, por medio de la tecnología especializada, y el grupo mayor de presas explotadas mediante "encuentros casuales", empleando útiles polivalentes. En tanto que el delicado equilibrio se mantuvo, los buscadores del sistema complejo lograron reducir riesgos y mantener la productividad. La desaparición de un recurso único, intensamente explotado, podía, sin embargo, destruir el equilibrio y provocar una





cultura estaba al alcance de la mano a partir aproximadamente del año 4500 a.C., pero no se adoptó hasta poco antes del 3000 a.C. El conocimiento de la agricultura se extendió por la Europa del este, al norte del mar Negro, entre el 5000 y el 4000 a.C.; sin embargo, no adoptaron la forma de vida campesina en ella hasta el 2500 a.C. o aún más tarde. Estas fueron las regiones donde florecieron las culturas de la busca compleja. El largo retraso que se produjo antes de la adopción de la vida campesina indica que ésta no era necesariamente ventajosa para los distintos grupos que practicaban el binomio caza-recolección.

crisis dentro de una comunidad de cazadores-recolectores. Varias áreas de Europa han proporcionado testimonios de tales crisis. En Dinamarca, el recurso desaparecido fue la ostra; en el sur de Finlandia, la foca; en Rusia noroccidental, la castaña de agua, al mismo tiempo que el ganado bravo y el jabalí. La granja parece haber sido adoptada en estas tres regiones como una tapadera destinada a superar la crisis causada por el fallo de los recursos.

La integridad de las economías de la busca pudo haberse quebrantado por la competencia con grupos que practicaban la agricultura. En la zona fronteriza entre unas y otras, las comunidades recolectoras y las campesinas debieron competir por una serie de recursos, entre los cuales el más importante era el territorio. El fin de la cultura de la Cerámica Picada ofrece un ejemplo de cómo la pérdida de territorio acarreaba consecuencias lamentables para los cazadores y recolectores.

Alrededor del 2600 a.C. las bandas de la Cerámica Picada ocupaban el interior de la Suecia media, junto con las áreas costeras y las islas entre Suecia y Finlandia. Ese extenso territorio proporcionaba una gran variedad de caza terrestre, junto con las focas, en las que los grupos de la Cerámica Picada estaban especializados. Hacia 2300 a.C. la granja había sido introducida en el interior de Suecia. Como consecuencia, las comunidades de la Cerámica Picada se vieron reducidas a la costa, y su dependencia de las focas aumentó considerablemente. Como resultado de la destrucción de su economía equilibrada, los grupos de la Cerámica Picada quedaron pobremente equipados para hacer frente a las fluctuaciones de la población de focas que acompañó al cambio de clima producido entre 2000 y 1800 a.C. La economía de los buscadores desapareció en seguida, y el pueblo de la Cerámica Picada fue absorbido probablemente por la población de los granjeros del interior.

Otra forma de competencia ha podido desempeñar su papel en la transición a la agricultura: la que se da dentro de una sociedad de buscadores. Como he indicado anteriormente, a finales del período mesolítico parece haberse producido un incremento de la diferenciación social y de la lucha por alcanzar una posición alta, gran parte de ella encaminada a la consecución de objetos considerados como piezas de valor. En la zona fronteriza donde las comunidades de granjeros y de cazadores se mezclaban, los buscadores se percatarían de la presencia de objetos que para ellos eran exóticos y a los que podrían haber otorgado un gran valor. Por ejemplo, en el tercer milenio a.C., el comercio entre una cadena de comunidades de granjeros pudo haber traído cerámica bien cocida o hachas pulimentadas en dirección norte, desde Europa central hasta el sur de Escandinavia. Los buscadores verían tales mercancías y las codiciarían como símbolos de posición social. Para conseguirlas, los cazadores-recolectores debían intensificar la búsqueda de la clase de mercancías que ellos podían ofrecer a cambio, por ejemplo, las pieles de castor. Sin embargo, muy pronto los buscadores agotarían la provisión de castores o alcanzarían el punto en que una ulterior intensificación de la caza resultase antieconómica. En casos tales, pudieron muy bien haberse inclinado por la mayor capacidad productiva de la granja como medio de mantener su voluntad adquisitiva.

Como espero haber demostrado en los anteriores párrafos, no creo que la transición a la granja en la zona forestal se haya producido en todas partes por la misma razón. Al contrario, en cada región han podido actuar algunos de entre varios mecanismos y las causas inmediatas han podido diferir de una región a otra. Pretender, pues, una explicación única y universal para la adopción de la agricultura está condenado al fracaso. En mi opinión, sería mucho más fecundo un programa de investigación que examinase en muchas áreas menores las circunstancias específicas de la transición.

Un examen del género indicado podría modificar en varios aspectos nuestra visión de los buscadores. Creo que se vería que la persistencia de la adaptación de la caza y recolección ha sido subestimada. Es más, podría modificarse el concepto de que la substitución de la busca por la granja constituye un camino recto hacia el progreso. En su cronología y en su función, el desarrollo de las complejas adaptaciones de la caza y recolección corrió paralelo al de la agricultura. Más tarde o más temprano, el paralelismo será reconocido y las dos formas serán contempladas como lo que son: ensayos para reducir riesgos e incrementar la productividad del medio ambiente, intensificando el trabajo en el mundo que la retirada de los glaciares había dejado tras de sí.

Darwin, geólogo

Aclamado como biólogo, suele ignorarse que pasó cinco años en el Beagle *realizando trabajos geológicos, especialidad que él sentía profesar y a la que aportó valiosas contribuciones*

Sandra Herbert

Inevitablemente tendemos a contar a Darwin entre los biólogos, preocupado por el origen y la evolución de las especies vegetales y animales. La verdad es que era geólogo, mucho más que naturalista, cuando tomó parte en la famosa travesía del *Beagle* de 1831 a 1836. Y militante de esa disciplina se veía a sí mismo en los años subsiguientes al viaje. No fue secundaria su aportación a la geología. En su cuidadoso trabajo de campo reunió colecciones de piezas de valor persistente. Sus intuiciones sobre el origen de los arrecifes coralinos pusieron los fundamentos sobre lo que habría de ser la explicación contemporánea. Por último, débese a su labor geológica una influencia poderosa en su interpretación de la evolución, o de la "transmutación" por decirlo con el término de su tiempo.

El interés que Darwin profesaba por la geología no arrancaba de ninguna arraigada dedicación a la misma. A decir verdad, en el inicio del viaje nuestro hombre se encontraba mejor preparado para recoger especímenes animales de insectos e invertebrados. La afición a la entomología veníale de su juventud y se aplicó al estudio de los invertebrados durante el par de años que pasó en la facultad de medicina de la Universidad de Edimburgo.

Varias razones aconsejaron conceder prioridad a la geología. En primer lugar, el Almirantazgo quería en la dotación un hombre versado en la disciplina, y eso debió influir en la forma como Darwin se presentó ante Robert FitzRoy, capitán del buque, en sus primeras conversaciones. FitzRoy era consciente de los beneficios económicos que habría de rendir la geología. En 1830, con motivo de una anterior travesía que el *Beagle* había realizado a América del Sur, señaló que los geólogos o los minerólogos lograrían averiguar si las entrañas de los montes de la Tierra del Fuego encerraban o no metales. Abundando en lo mismo, cuando llegó el momento de abordar un segundo viaje, Francis Beaufort, hidrógrafo de la Marina Británica, insistió en la importancia de la investigación geológica de las islas de coral. Además de puntualizar cómo "de vez en cuando ofrecen excelentes puertos de refugio", señaló el interés que podía tener para los geólogos.

La segunda razón que explica la inclinación geológica de Darwin durante la travesía del *Beagle* tiene que ver con la pujante situación de la misma en su tiempo. La de 1830-1839 fue una década de oro de la geología. Eran los años en que los geólogos británicos establecieron los sistemas cámbrico, silúrico y devónico, y en esa línea perfilaron la secuencia entera de los estratos geológicos. Fue la década en que la mayoría de los geólogos ingleses abandonaron los intentos de sincronía entre el relato bíblico y la historia geológica.

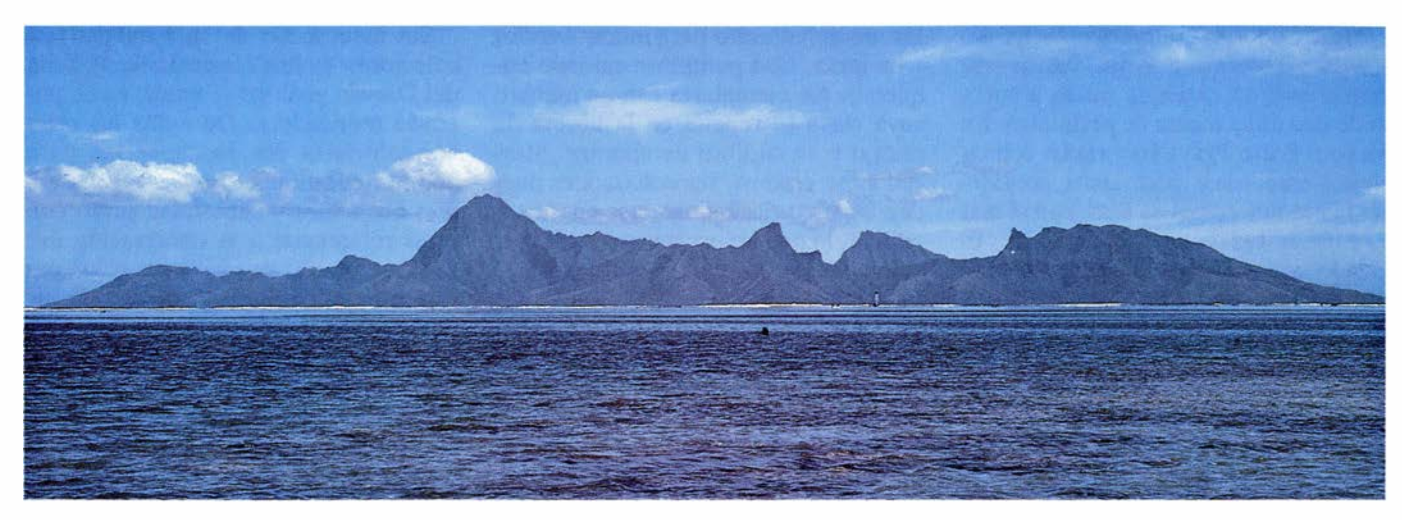
La persona que introdujo a Darwin en esa nueva corriente fue John Stevens Henslow, profesor de botánica en la Universidad de Cambridge (donde se había matriculado Darwin tras dejar Edimburgo), miembro de la Sociedad Geológica de Londres e instructor de Darwin. En 1831, a instancias de Henslow, se aplicó con seriedad al estudio de la disciplina. Había rehuido hasta entonces esa materia, decepcionado por las clases de geología que en Edimburgo daba Robert Jameson.

Gracias a los buenos oficios de Henslow, Darwin iniciaba en el verano de 1831 su primer trabajo de campo con Adam Sedgwick, responsable de la cátedra Woodward de geología en Cambridge. Justamente ese fue el trabajo que indujo a Sedgwick a definir el sistema cámbrico. Así, escasos meses antes de embarcarse en el *Beagle*, Darwin se había adiestrado en los trabajos de campo nada menos que de la mano del más eminente geólogo británico de campo, empeñado a la sazón en su obra culminante. De vuelta a casa tras sus campañas con Sedgwick, Darwin se encontró con la carta que le ofrecía una plaza en el *Beagle*.

La tercera razón que movió a Darwin a escoger la geología se enlazaba con su talante personal. En esa década dorada, la geología combinaba el énfasis tradicional puesto por la historia natural en la particularidad de las cosas con la apertura al trabajo teórico: una mezcla que compaginaba muy bien con la capacidad y los gustos de Darwin. En un breve apunte autobiográfico escrito inmediatamente después del viaje recordaba un sueño de su infancia: "saber algo de las distintas piedrecillas que había delante de la puerta de casa, tal era mi primera y mi única aspiración geológica entonces". Su proclividad a la especulación le indujo a escribir sobre su interés por "registrar la estratificación y la naturaleza de las rocas y los fósiles en distintos puntos, razonando siempre y aventurando qué debería hallarse en otras partes".

Iniciado ya el viaje, no tardó en decidirse por centrar su labor en la vertiente geológica. En su perspectiva, las fuerzas externas e internas que habían conformado la tierra. En los preparativos del viaje había dejado escrita su preocupación "por verse superado por la cantidad de conocimientos que debía conjugar". En la escalada primera del *Beagle*, en São Tiago, islas de Cabo Verde, se le ocurrió un plan para poner orden a sus trabajos en la travesía: iría escribiendo un libro sobre la geología de las zonas visitadas. En su autobiografía dejó apuntado que, tras haber inferido la historia geológica de la isla de São Tiago, mediante el estudio de sus rocas, "cobré conciencia de que quizá valiera la pena escribir una obra sobre la geología de los diferentes países que visitara; eso me embargó en una agradable sensación de deleite".

Que Darwin se imaginara a sí mismo autor de una obra importante sobre geología a tan temprana edad –rondaba



1. ISLA DE MOOREA, del Pacífico meridional, en las proximidades de Tahití. Influyó en la formación del pensamiento darwinista sobre el origen de los arrecifes coralinos. Tras haber atracado el *Beagle* en Tahití en noviembre de 1835, Darwin se subió a una colina y se encontró con esta vista de Mooréa, actual Eimeo, distante unas 15 millas. La isla está ceñida por arrecifes coralinos. Si la isla se hundiera lentamente, pensó Darwin, formaríase en su lugar un atolón.

por entonces los 23 años– es un signo indudable de una poderosa ambición. Pero era una ambición realista, porque sabía que la geología de América del Sur, en particular el confín meridional del continente, estaba tan poco explorada que su trabajo forzosamente tenía que ser original. Contaba, además, con el influjo y la inspiración de dos obras maestras que acababa de leer: la *Narración personal* de los viajes de Alexander von Humbold por América del Sur, de un notable contenido geológico si bien referido principalmente a la fracción septentrional del continente, y los *Principios de geología*, de Charles Lyell, cuyo primer volumen, aparecido en 1830, encantó a Darwin por su estilo atrevido y contenido provocador.

Pensando, pues, en futuras publicaciones, Darwin zarpó de Cabo Verde con el propósito de acopiar cuantos datos geológicos pudiera y observar con la máxima finura de que fuera capaz. Le escribía a Henslow en agosto de 1832: “Me he esforzado por conseguir muestras de toda suerte de rocas y he tomado nota de todo”. Andando el tiempo, de ese trabajo saldrían tres libros: *La estructura y distribución de los arrecifes coralinos* (1842), *Observaciones geológicas sobre las islas volcánicas visitadas durante el viaje del H.M.S. Beagle, con apuntes de la geología de Australia y Cabo de Buena Esperanza* (1844) y *Observaciones geológicas sobre América del Sur* (1846).

Darwin se convirtió en experto geólogo en el decurso de la recogida de muestras y en la redacción de sus hallazgos. Así se veía a sí mismo, y así lo veían los demás. En las postrimerías del viaje, definíase a sí mismo en su libro de notas: “Yo, geólogo”. Había ido conformando su identidad en torno a esa ambición.

Fue típico de él que esa ambición se reflejara en múltiples niveles. Cada día acometía con renovado esfuerzo su propósito original de recoger sistemáticamente y observar. Su hábito metódico le mantuvo en un buen listón. Si como deportista registraba sus trofeos, como geólogo no se preocupó menos de numerar diligentemente sus ejemplares, anotar la localidad donde los había extraído y describir lo que mereciera la pena reseñar. En otra vertiente, ponderó la significación de sus hallazgos y desarrolló las hipótesis que habían de conducirle a la sólida reputación de pensador original.

Los apuntes del viaje, que se guardan en la biblioteca de Cambridge, ponen de manifiesto sus hábitos en el trabajo diario. A diferencia de sus colegas en Inglaterra, que solían volver cada verano al mismo lugar, él no tenía más remedio que encontrar a la primera lo que andara buscando. Las notas que fue tomando durante su primera excursión geológica del viaje ilustran su modo de proceder. Los días 17 y 18 de enero atracaron en la pequeña isla Codorniz (la actual Ilhéu de Santa María), en el puerto de Praia de São Tiago. Así empiezan los apuntes tomados:



2. VISTA DEL NIVEL DEL MAR de la isla de Mooréa por la parte que mira a Tahití. Se distingue una fracción del arrecife de coral: el islote forestado del centro. Más tarde, Darwin generalizaría su teoría de la formación de los arrecifes hasta abarcar tres tipos: arrecifes flanqueantes, de barrera y atolones.

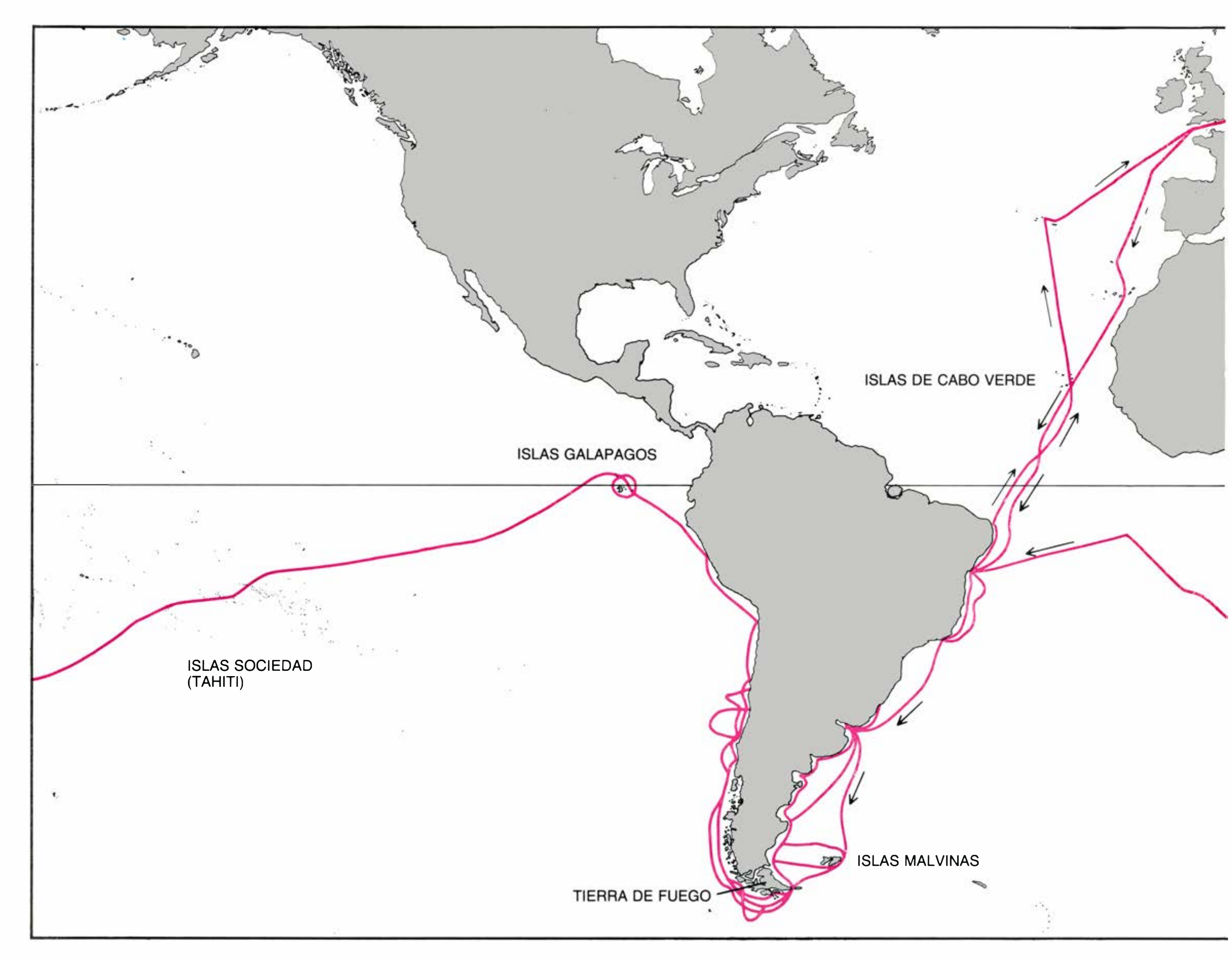
"Isla Codorniz, mínima mancha desolada y próxima a Porto Praya.– Su forma oval se extiende norte a sur y mide una milla escasa de perímetro. En torno a Porto Praya hay varias colinas cónico-truncadas: podríamos considerar la isla una colina de ésas, con el mar a su pie en vez de un valle arenoso.– El lavado que el mar realiza de su base proporciona un buen afloramiento y me imagino que, si estudiara esta isla con atención, quizás encontrara una buena clave para entender el país vecino.– Empezaré por los estratos inferiores y describiré la secuencia entera con minuciosidad."

Acompañaba esa descripción pormenorizada de los estratos con muestras de rocas. Disponía de útiles muy sencillos para la observación de los ejemplares: una lupa de aumento, una botella de ácido para medir la alcalinidad, una caña de soplar para comprobar la reacción de la muestra al calor, un goniómetro para medir ángulos y un imán. Con puntilloso cuidado etiquetaba los ejemplares con un número cuya clave se repetía en la libreta de campo y en su libro de apuntes. Merced a ese esmero, sus colecciones pueden seguir utilizándose casi en su totalidad, lo que no ocurre con otras desvaloradas por la pobreza de datos que las acompañan.

Darwin no se limitaba a describir los estratos ni a almacenar minerales. Se preguntaba sobre el origen de cuanto veía. Esto caviló de la isla Codorniz: "Por encima de todo diría que es probable (tachó el adjetivo *claro*) que, una vez depositados tranquilamente los estratos marinos sobre las rocas volcánicas subyacentes, los bañó una lámina de materia fundida: la masa entera se levantaría después, y habría contemporáneamente un *hundimiento parcial*".

Sin menoscabo de su habilidad recolectora y su fina observación, la fama del Darwin geólogo se apoya en su potencia teorizadora. De entre sus colegas sobresalía por su capacidad para abordar cuestiones abstractas relativas a la estructura y causalidad junto con otras referencias a la observación minuciosa, y pasar de unas a otras con pareja desenvoltura. Su talante teorizador, unido a una voluntad de participar en temas controvertidos, se hizo patente en sus primeros apuntes de la isla Codorniz. Añádase que su ambición, en el terreno de la geología, creció a medida que el viaje se fue alargando hasta cinco años desde los dos inicialmente previstos. A imagen de la bibliografía geológica de su tiempo, se permitió ahondar en la vertiente especulativa cuando analizaba algo.

El desarrollo del Darwin teórico queda cabalmente ilustrado si examinamos los dos temas principales a los



3. TRAVESIA DEL *BEAGLE*, de 1831 a 1836, con Darwin a bordo del mismo en calidad de investigador científico. Se ha cartografiado a partir de los datos anotados por Robert FitzRoy, capitán del barco. En un libro que este marino publicó en 1839 sobre dos de sus viajes, incluía otro mapa similar a éste, titulado

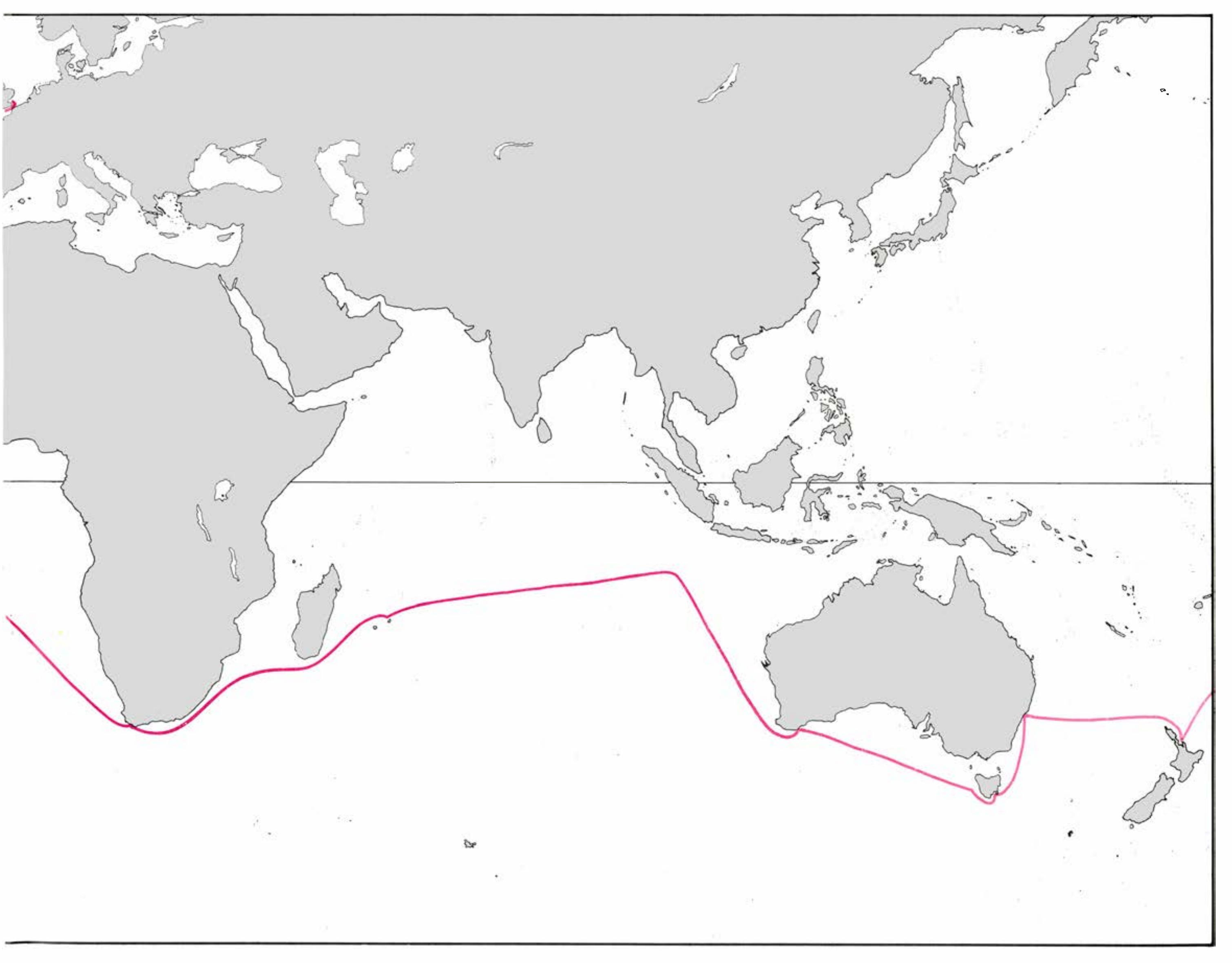
que se entregó: el movimiento vertical de la corteza terrestre y la transmutación o evolución de las especies. Llegó al primer tema a través de la lectura. Pero la idea prestada por los autores cobró en él una dimensión mayor. También el segundo tema, que abordó en una fase ya avanzada del viaje y de una manera menos directa, tenía sus predecesores, pero aquí debía ir incluso contra corriente, habida cuenta de que la mayoría de ellos se había decantado por la recusación del fenómeno evolutivo.

En las postrimerías de su viaje, Darwin ya tenía su idea formada del primer tema. En 1836, en la última etapa del viaje, escribía en su "libro rojo de notas" que la "geología del mundo entero se tornará sencilla". Aludía a la idea según la cual la geología mundial estaría gobernada por un movimiento simple de subida y bajada, esto es, por elevación y subsidencia del suelo. Creía que un equilibrio de estas dos fuerzas encerraría la clave para determinar los rasgos principales de la superficie de la tierra.

En su forma de entender la cuestión, Darwin continuaba una línea iniciada por otros geólogos. Por encima de todos recibió la influencia de Lyell. Incardinado en una tradición que arrancaba de James Hutton, geólogo escocés de las postrimerías del XVIII, Lyell sostenía en *Principios de geología* que la superficie de la tierra estaba en movimiento incesante. Como la mayoría de sus colegas, pensaba que los cambios de posición del suelo constituían una manera de explicar la presencia de restos marinos en el continente más sencilla que explicarla por los cambios de posición del nivel del mar en todo el mundo. A diferencia de sus colegas, sin embargo, Lyell hablaba de gradualismo en los cambios del nivel del mar. Se oponía, pues, a la hipótesis formulada por muchos geólogos según la cual la tierra atravesaría largos períodos de estabilidad seguidos por otros de levantamientos bruscos.

Darwin contemplaba los fenómenos que se le presentaban a lo largo del viaje con los ojos de Lyell. En tanto que el trabajo de campo de éste se había restringido a zonas europeas, Darwin pudo aplicarlo a varios océanos y continentes. La distinta experiencia condicionaría la aplicación que hizo de las ideas de Lyell. La principal modificación que introdujo en el esquema de Lyell referíase a la idea de elevación y subsidencia: para Darwin debió acontecer a gran escala, la continental, y no a la restringida de una zona delimitada.

Cuando exploraba lo que hoy llamamos Argentina quedóse impresionado por la inmensidad de sus llanos y por la continuidad, en larguísima línea de costa, de playas levantadas a pareja



"mapa general de las derrotas principales seguidas por el H. M. S. *Beagle*". Puesto que a FitzRoy sólo le interesaban las rutas "principales" el mapa no recoge todos los movimientos del buque, verbigracia, las numerosas idas y venidas a las islas Malvinas. (La recreación ha corrido a cargo de Andrew Tomko.)

altura. De esas observaciones infirió la intervención permanente de una fuerza elevadora cuyo ritmo lentísimo de actuación en una vastísima extensión no alteraba la continuidad en la altura de las llanuras y la elevación de las playas. Cuando llegó a los Andes, llamaron su atención las dimensiones de los mismos, comparados con las alcanzadas por las montañas europeas. Cerca de Valparaíso descubrió indicios de una elevación de la línea de costa: presencia de conchas marinas recientes, alojadas tierra adentro y muy por encima de la línea de marea alta de la costa. El 20 de febrero de 1835 fue testigo de un terremoto en Valparaíso acompañado por un levantamiento del suelo de varios pies.

La reunión de todas esas observaciones le indujo a concluir que el continente sudamericano, en su integridad, estaba elevándose. En su opinión, la creación de los Andes y el desencadenamiento de terremotos y erupciones volcánicas en América del Sur serían efectos colaterales del movimiento.

En su siguiente aplicación de la noción de Lyell de elevación y subsidencia realizó Darwin su más perdurable contribución al dominio de la geología, si dejamos aparte su teoría de la evolución. Nos referimos a su teoría de la formación de los arrecifes de coral, expuesta enteramente en su libro de 1842 *La estructura y distribución de los arrecifes coralinos*.

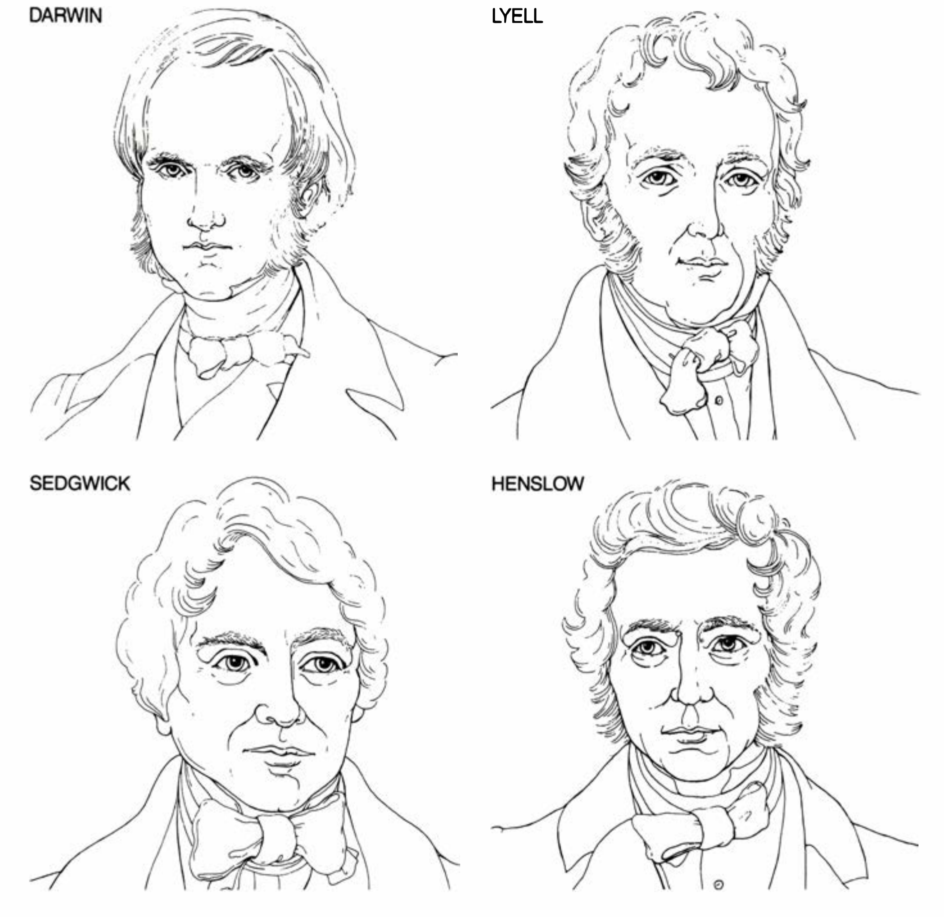
Como ya avanzó el geólogo H. W. Menard, puede inducir a confusión el que "a veces, Darwin parezca interesarse por el origen de los arrecifes coralinos en tanto en cuanto aportan datos en favor de la subsidencia regional del fondo del mar". Pero no hay lugar para ese engaño si advertimos que Darwin formuló su teoría a modo de corolario de su interpretación del movimiento cortical. Lo mismo que para Hutton y para Lyell, también para nuestro hombre el levantamiento de una zona de la superficie de la tierra tenía que equilibrarse con el hundimiento de otra. Una vez había llegado a la conclusión de que Sudamérica entera, y quizá también toda América del Norte, estaban en proceso de levantamiento, buscó la zona de subsidencia correspondiente en otros lugares. Y se preguntó: "¿no podrían hallarse en la vastísima extensión del Pacífico septentrional y meridional?".

Una vez más, Darwin encontró en Lyell apoyos para su argumentación. En *Principios de geología*, Lyell sugería que el Océano Pacífico podría ser una zona de subsidencia. Y ofrecía también una explicación de las distintas morfologías de las clases de arrecifes coralinos. Razonaba que, habida cuenta de que los corales no se desarrollan por encima del agua y de que los que forman arrecifes sólo medran en aguas someras, los arrecifes deberían originarse sobre plataformas submarinas del tipo de cimas submarinas o cráteres volcánicos. Las islas de coral descansarían sobre las primeras; los atolones coralinos, sobre los segundos.

Aunque reconocía ingeniosa la explicación de los arrecifes coralinos dada por Lyell, creía que no había prestado atención suficiente a la inmensidad del océano Pacífico. En su opinión éste debía haber experimentado una subsidencia de la misma magnitud. En consecuencia, sería erróneo recurrir a la existencia de montañas y volcanes apenas sumergidos para justificar la presencia de arrecifes coralinos en medio del océano. Sería mejor, pensaba Darwin, imaginarlos formándose en plataformas que ellos mismos habían ido construyendo a medida que el océano se hundía bajo ellos. En su opinión –hipótesis que no se confirmaría hasta la década de los 50 de nuestro siglo– los arrecifes coralinos tendrían un gran espesor.

¿Qué decir de las distintas formas de arrecifes? Es instructivo, a este propósito, recordar la sensación de Darwin ante el primer arrecife que vio. El *Beagle* se detuvo en Tahití en noviembre de 1835. Darwin subió entre 300 y 600 metros montaña arriba para contemplar la hermosa isla de Eimeo (la actual Mooréa), rodeada de arrecifes. En cuanto la vio emerger de su "lago de cristal" (escribiría más tarde), pensó: "Quita el grupo central de montañas y quedará una isla lagón". Pero, ¿cómo podía una montaña subsidente dejar un arrecife anular y no una isla en disco? Porque, sostenía Darwin, el lagón que formó donde había existido una montaña retenía todavía agua y era tan somero que no podía aportar el medio necesario para el desarrollo de los corales formadores de arrecifes.

En la ruta de vuelta a Inglaterra, Darwin fue generalizando su primera intuición. Dividió los arrecifes en tres clases: flanqueantes, de barrera y atolones. Los flanqueantes (ligeramente separados de tierra firme por agua somera) medrarían allí donde los arreci-

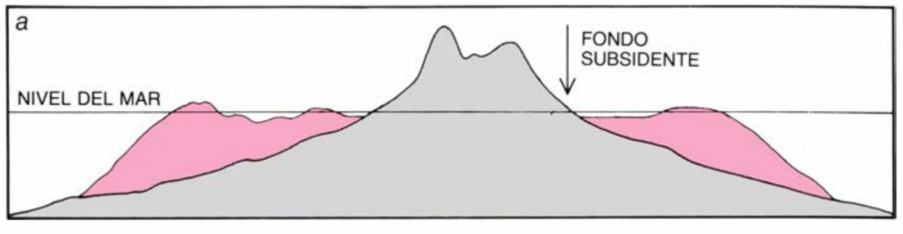


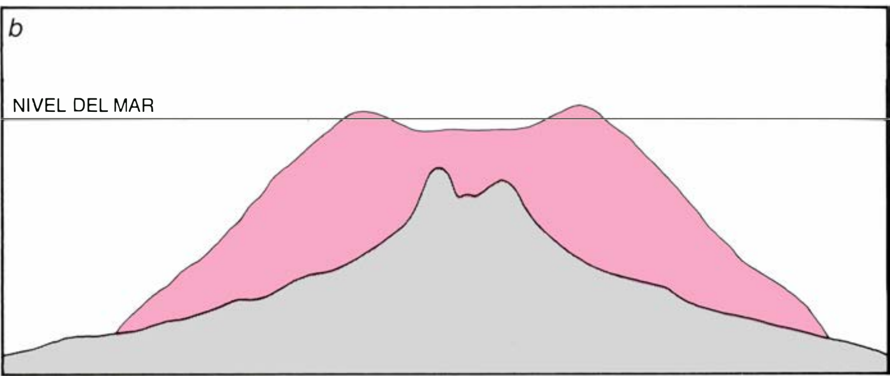
4. DARWIN Y SUS MENTORES EN EL CAMPO DE LA GEOLOGIA hacia 1840. El libro en dos volúmenes, *Principios de la geología* escrito por Charles Lyell ejerció una poderosa influencia en Darwin. Adam Sedgwick, profesor de geología en la Universidad de Cambridge, adiestró a Darwin en la geología de campo durante el verano de 1831. John Stevens Henslow fue profesor de botánica en Cambridge y experto en geología; a él le debió Darwin haber entrado en contacto con los avances de la geología de su tiempo.

fes se desarrollaran apartados de la costa. Darwin creía que esos arrecifes debían formarse cuando el continente se mantenía estable o elevándose. Los arrecifes de barrera (separados de tierra firme por un canal hondo) se constituirían a raíz de la subsidencia de otro arrecife flanqueante. El coral crecía más en la zona batida por el oleaje, y el borde exterior del arrecife flanqueante formaría la barrera. El canal se iría abriendo a medida que el suelo de la zona interior se fuera hundiendo. Los arrecifes de atolón se formarían si se hundiera el suelo enteramente, aunque poco a poco; de ocurrir de otro modo, se hubiera anegado el coral.

Merece la pena caer en la cuenta de que la teoría de Darwin llevaba a las conclusiones siguientes: una forma de arrecife se transformaba en otra, la tasa de movimiento del fondo marino procedía con lentitud suficiente para evitar el ahogamiento de un número cuantioso de arrecifes y, por último, la detección de la presencia de una u otra clase de arrecife nos posibilita identificar las zonas del fondo oceánico en proceso de elevación o de subsidencia. (Los arrecifes flaqueantes indicarían estabilidad o elevación; los de barrera y atolones, subsidencia.)

Aunque la teoría darwinista de la estructura y distribución de los arrecifes coralinos se ha puesto en cuestión en determinados puntos específicos, persiste en sus grandes líneas generales. Desde el punto de vista del análisis de las teorías, constituye la suya un modelo de simplicidad y potencia explicadora.





5. TEORIA DARWINISTA de la formación de los arrecifes: se funda en la idea según la cual los corales medran en suelos que están hundiéndose lentamente. Los corales (*color*) van construyendo en aguas someras a lo largo del fondo que antaño fue el contorno emergido de una isla en hundimiento (*a*). Con el tiempo, la isla entera baja de nivel y los corales forman un atolón: un arrecife en torno a un lagón que descansa sobre lo que fue la cima de la isla (*b*). Darwin interpretó correctamente que los corales no medraban en un lagón porque necesitan agua en movimiento para prosperar y el agua del lagón está demasiado quieta.

Menos directo fue el camino seguido por Darwin en su segunda gran ambición geológica, pero una vez instalado en ella llegaría a la publicación de su obra más famosa: *El origen de las especies*. No se embarcó en el *Beagle* con el propósito de escribir sobre ese asunto. Ni sus colegas esperaban que lo hiciera.

Retrocediendo en el tiempo podemos descubrir ciertas circunstancias en el camino de su formación que le prepararon para tal cometido, en particular la tradición librepensadora de su familia y el ejemplo de su abuelo Erasmus Darwin, autor de una cosmología evolutiva. Ello no obstante, para que Darwin abrazara una hipótesis transmutacionista (expresando que las nuevas especies surgían de otras preexistentes) tendría que haber roto con la mayoría de sus colegas en aquella década de 1830. Su nueva ambición exigía cortar con la tradición.

Por ironía de las cosas, Lyell ejerció, una vez más, poderosa influencia en Darwin. Había dedicado gran parte del segundo volumen de sus *Principios de geología* a la crítica de la hipótesis transmutacionista defendida por el escritor francés Jean Baptiste de Lamarck. En su ataque exponía con nitidez las líneas maestras de la teoría criticada. Cuando recibió el volumen, en noviembre de 1832, atracado el *Beagle* en Montevideo, tenía en sus manos una presentación rigurosa y puesta al día de ambos frentes de la controversia. Así pues, en su primer año de viaje conocía ya la tradición relativa a la cuestión de las especies y lo que suponía romper con ella. Además, al trenzar su razonamiento contra la hipótesis de la transmutación Lyell presentaba una cantidad enorme de información sobre la distribución geográfica de las especies y la economía de la naturaleza, es decir, sobre lo que hoy llamaríamos su ecología. Más tarde, Darwin recurriría a esos datos para su propia conveniencia.

En el foro geológico, la cuestión de la transmutación se había presentado a través de las extinciones. En 1796, el naturalista francés Georges Cuvier había afirmado que los huesos de un macrofósil desenterrado en Paraguay pertenecía, a un animal desconocido. Y puso nombre a la nueva forma: *Megatherium* (animal grande). Como por aquellas fechas los continentes habían sido ya suficientemente bien explorados y no se había visto semejante ejemplar, Cuvier llegó a la conclusión de que el animal se había extinguido. Con bastante anterioridad se habían descubierto ya restos de otros animales grandes sin representantes vivos (*Mastodon* y *Palaeotherium*). En los albores del siglo XIX la idea de extinción había arraigado tanto que se había convertido en hecho.

Darwin se ocupó del tema de la extinción en cuanto coleccionista y como intérprete del fenómeno. Recogió, a lo largo del viaje, con atento esmero, ejemplares de grandes animales terrestres extinguidos. Se hizo con una docena de especímenes de formas distintas.

Desde el punto de vista teórico, le preocupó en el viaje determinar la asociación geológica de los fósiles, es decir, la posición que ocupaban en el estrato en que se desenterraban y la relación de ese horizonte en cuestión con el de los demás circumvecinos. Pretendía determinar en qué condiciones se habían depositado los huesos y, de acuerdo con ello, desentrañar las causas de su extinción. No desconocía la división existente en Inglaterra entre los geólogos partidarios de la extinción gradual de las especies (entre los que se contaba Lyell) y los que pensaban en una desaparición brusca, fruto presumible de drásticos cambios en las condiciones de vida, como pudieran ser diluvios o inversiones de temperatura (entre los que se encontraba William Buckland, profesor de geología de la Universidad de Oxford).

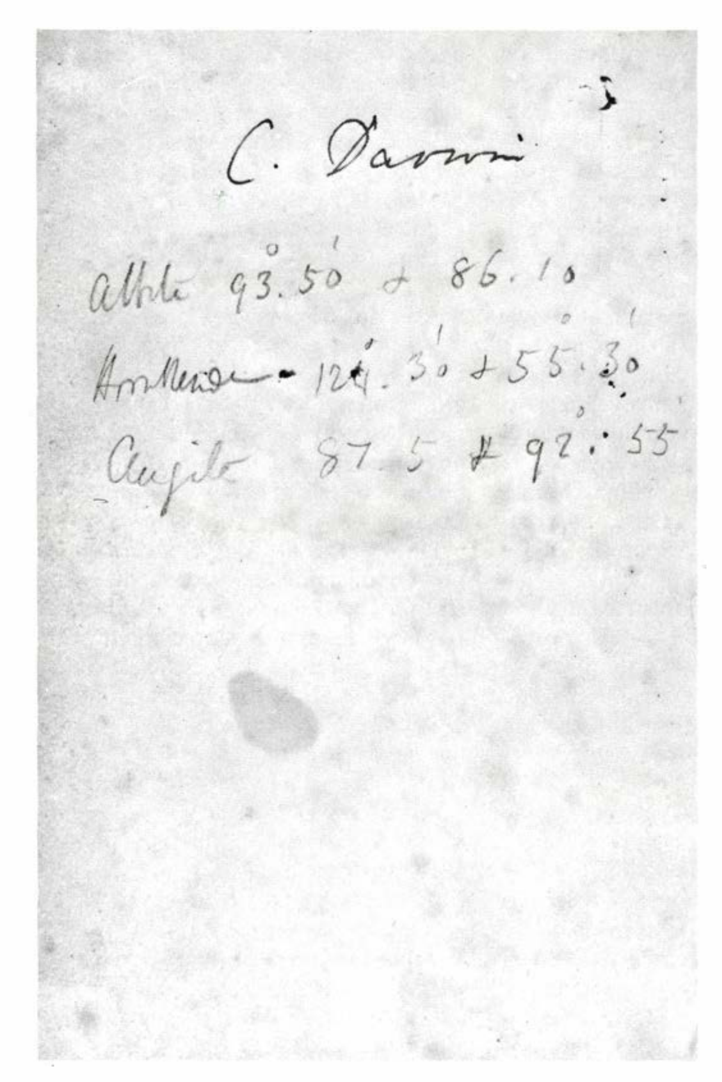
Darwin se pronunció por un punto de vista gradualista, fundado en parte en la naturaleza de las lentas elevaciones que él creía estaban sucediéndose en América del Sur. Así lo escribía en Chile, en 1835: "Por lo que a la *muerte* de las especies de mamíferos terrestres de la parte meridional de América del Sur se refiere, me siento inclinado a rechazar con decisión la intervención de una catástrofe repentina.–"

Y al igual que Lyell afirmó que las especies extintas tuvieron que ser remplazadas por otras nuevas. A más de un lector contemporáneo le resultará sorprendente que sacara de la teología las razones para justificar su opinión. "La adecuada adaptación con que el Autor de la Naturaleza lo tiene ahora establecido" –razonaba– quedaría en entredicho si las especies desaparecidas no se sustituyeran. En 1835, pues, Darwin creía disponer de apoyatura teológica para exponer la forma en que podría producirse la sustitución.

Darwin volvió a Inglaterra en octubre de 1836. Le entregó los huesos fósiles a Richard Owen, anatomista del Real Colegio de Cirujanos y discípulo de Cuvier. A finales de enero Owen ya tenía listo el examen provisional de los huesos. Unos pertenecían a especies conocidas de animales extintos, en tanto que otros eran completamente nuevos. A Darwin le impresionó sobremanera que Owen estableciera conexiones entre los huesos fósiles y formas vivas exclusivas de América del Sur. Cierto espécimen, al que más tarde se le dio el nombre de *Toxodon Platensis*, evidenciaba ciertas afinidades con la actual capibara (carpincho). Otro, denominado luego *Macrauchenia Patachonica*, guardaba relación (que más tarde se discutiría) con la llama o guanaco moderno. El propio Lyell no silenció ese asombroso patrón de sucesión geológica en las formas animales de América del Sur, una vez que Owen se hubiera pronunciado sobre los ejemplares traídos por Darwin.

Al lector de nuestros días ese patrón le parecería digno de merecer una interpretación transmutacionista. Pero en 1837 se topaba con una dificultad insuperable. Por muchos puntos de semejanza que hubiera entre formas antiguas y modernas, persistían no menos puntos de divergencia y eran muchas las líneas con que poder relacionar. Por si fuera poco, no se conocían series de formas intermedias que pusieran en conexión las especies antiguas con las modernas. Por consiguiente, aunque muy sugestiva, la prueba fósil se ofrecía insuficiente para corroborar la hipótesis transmutacionista. Se necesitaba otro elemento.

Elemento que aportaron los datos recabados sobre la actual distribución geográfica de las especies. Las formas vivientes presentaban una ventaja: las finas gradaciones que muestran. En su confesión autobiográfica de cómo llegó a adoptar la hipótesis transmutacionista escribe que se sintió sacudido "por la manera en que animales estre-



1832
12 The following specimens were collected at Quail Island. Jan. 17th near Porto Praya. St. Jago. Feldspathic rocks forming a horizontal cap for island
13 Do. (Aluminous shell)
14 Do
15 Do
17 Next Strata. remains of Red sea coast cemented together the upper parts are rather more friable & finer. —
18 The lower bed of (13) resting on cemented sand.
19 Do
20 Do (sent to Mr Dieffenbach
21 Upper indurated bed of the white sand. in contact with feldspathic rocks

6. DOS PRIMERAS PAGINAS del libro de notas de Darwin en que se registran los especímenes geológicos que iba recogiendo y donde se advierte el cuidado que tenía en la anotación de los datos. En la isla de la Codorniz (actual Ilhéu de Santa María), archipiélago portugués de Cabo Verde, empezó Darwin a recoger especímenes geológicos y donde, según escribió en su autobiografía, "se me hizo claro que podría escribir un libro sobre la geología de los distintos países que visitaba". Destaca su pulcra meticulosidad a la hora de numerar las muestras y repetir la misma clave identificadora en los comentarios que le merecían.

chamente emparentados se van sustituyendo a medida que se avanza hacia el sur en el continente", así como por "el carácter sudamericano de la mayoría de los animales del archipiélago de las Galápagos y muy en particular por el modo en que diferían ligeramente de una isla a otra del grupo".

Uno de los ejemplos clave relativo a la sustitución gradual por especies emparentadas era el de los ñandúes: el grande, ñandú común, que halló desde el nordeste de Brasil hasta Río Negro, en la Argentina central, y el chico, o ñandú de Darwin, hallado en los llanos de la Patagonia. El ejemplo crucial de variación morfológica de isla en isla lo aportaron los pinzones de las Galápagos. Tres islas (Santa María, Isabela y San Cristóbal) presentaban cada una su propio pinzón, apenas distinguibles entre sí a simple vista pero que, en opinión del ornitólogo John Gould, son especies distintas.

Ñandúes, pinzones y otros ejemplos parecidos convirtieron en verosímil la hipótesis de la transmutación a los ojos de Darwin. Era más fácil sin duda imaginarse la transmutación de una forma viva en otra que no apelar al tránsito de un animal extinto a otro que, aunque afín, mostraba claras diferencias. Una vez intuida la transmutación potencial de las especies vivas, se aprestó a descifrarla en el pasado. Según dejó apuntado en su "Libro rojo de notas", en marzo de 1837: "El mismo tipo de relación que existe entre el avestruz común (ñandú grande) y el pequeño (ñandú chico) se repite entre el guanaco extinto y el actual: en el primer caso es la situación geográfica, en el segundo el tiempo transcurrido… ésa es la relación." En ese libro de apuntes llegó a considerar la posibilidad de que una especie se pudiera mudar en otra. Se había convertido al transmutacionismo.

Así cristalizó la segunda gran ambición de Darwin en el campo de la geología. Ocurría en marzo de 1837, cuando estableció la analogía de comparación entre la distribución de las especies en el espacio y la distribución de ellas en el tiempo. Ambición que se consumó plenamente en 1859 con la publicación de *El origen de las especies*. En los 22 años que transcurrieron entre una y otra fecha permaneció fiel a su vocación geológica, aunque se entregó a poner por escrito las ideas que le habían despertado el material recogido y el trabajo de campo realizado. En ambas vertientes, naturalista de campo y autor, su legado a la geología estaba asegurado.

Juegos de ordenador

De las ramificaciones filogenéticas del Paleozoico a la suerte que han corrido los apellidos ingleses

A. K. Dewdney

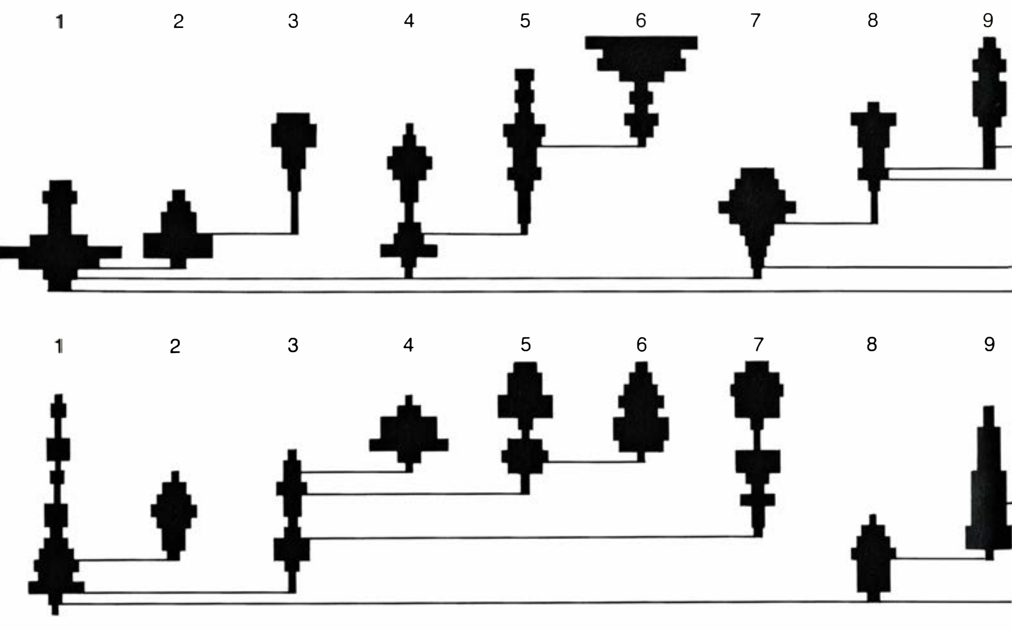
Al sur del estado de Ontario y en la región occidental del de Nueva York se encuentran algunos de los más ricos y mejores yacimientos de rocas fosilíferas del período Devónico medio que hay en el mundo entero. Uno de ellos está cerca de mi casa. Allí, en una cantera rebosante de vida hoy extinta, me tropecé en cierta ocasión con la mirada compuesta de un trilobites, que me escrutaba incrustado en un lecho pizarroso. Hallábame yo en el delicado proceso de extraerlo cuando oí a mis espaldas un remover de pies; al volverme descubrí a un señor de barba que observaba por encima de mi hombro. "Un maravilloso espécimen de *Phacops rana*", anunció. Resultó ser un profesor de paleontología, de nombre Smith. "¿Por qué llegaron a extinguirse los trilobites?", me pregunté en voz alta. El profesor Smith dejó perderse al cielo la mirada y respondió a la gallega. "¿Por qué es tan corriente el apellido Smith?"

Dar a tales preguntas respuesta auténtica y verdadera supondría reconstruir una interacción compleja e irreversible de elementos genéticos y ambientales. No obstante, podemos llegar a darles respuestas aproximadas merced a dos programas de ordenador, que por parecidos métodos simulan la evolución de los apellidos ingleses y de los trilobites. Uno de ellos se propone remedar las grandes extinciones de la era Paleozoica. Fue concebido, en su primera versión, por David M. Raup, famoso paleontólogo de la Universidad de Chicago; tal programa va reconstruyendo la azarosa evolución de un árbol filogenético. En cada golpe del reloj geológico, a la extremidad de cada rama del árbol le corresponde cierta probabilidad de crecer, bifurcarse o morir. La serie evolutiva aleatoriamente generada por el programa guarda cierta semejanza con las series observadas en los registros fósiles; en ambos casos se observan fenómenos de extinción en masa.

El segundo programa se propone imitar la proliferación y extinción de los apellidos ingleses, desde 1350 hasta el presente. El programa lo han concebido Christopher M. Sturges y Brian C. Haggett, funcionarios ambos del Ministerio de Defensa británico. Sturges y Haggett, que se dedican en sus ratos libres a la reconstrucción de genealogías, quedaron perplejos al descubrir en los registros disponibles la desaparición gradual de muchos apellidos. ¿Podría responder tal desaparición al puro azar? Ambos trataron de averiguarlo preparando un programa de simulación. Y descubrieron que nada menos que tres cuartas partes de los apellidos corrientes en 1350 se extinguieron, por puro azar, en los 636 años siguientes.

Los lectores que aspiren a viajar en una máquina del tiempo de propulsión probabilística habrán de preparar versiones simplificadas de cada uno de los programas anteriores, que recojan, no obstante, los rasgos fundamentales de la versión original. En el primer programa se atraviesan cientos de millones de años, en el transcurso de los cuales vemos diversificarse y extinguirse géneros, e incluso *phyla* enteros, de criaturas desconocidas e innombradas. En el segundo programa apenas si transcurren unos cientos de años, pero su interés humano es mucho mayor. ¿Qué apellidos llegarán a imponerse? ¿Los Smith, o los Smedley?

El programa, que he bautizado PALEOÁRBOL, parte de una única criatura primordial. Para conservar el sabor paleontológico de la simulación, parece al caso dar a la criatura un nombre científico: *Paleoplasmus radiculus*. Los lectores tienen vara alta para someter el latín a similares atropellos. En cada momento, PALEOÁRBOL representa mediante un único nodo, o vértice de un árbol, la población total de *P. radiculus*. Cada población de seres pertenecientes a la misma categoría biológica que *P. radiculus*, y descendiente de ella, se representa también por un nodo. El programa no hace la menor tentativa de contar el número de es-



1. Desarrollo evolutivo, ramificación y especiación de

pecímenes vivos de la categoría biológica representada por el nodo en cada momento dado.

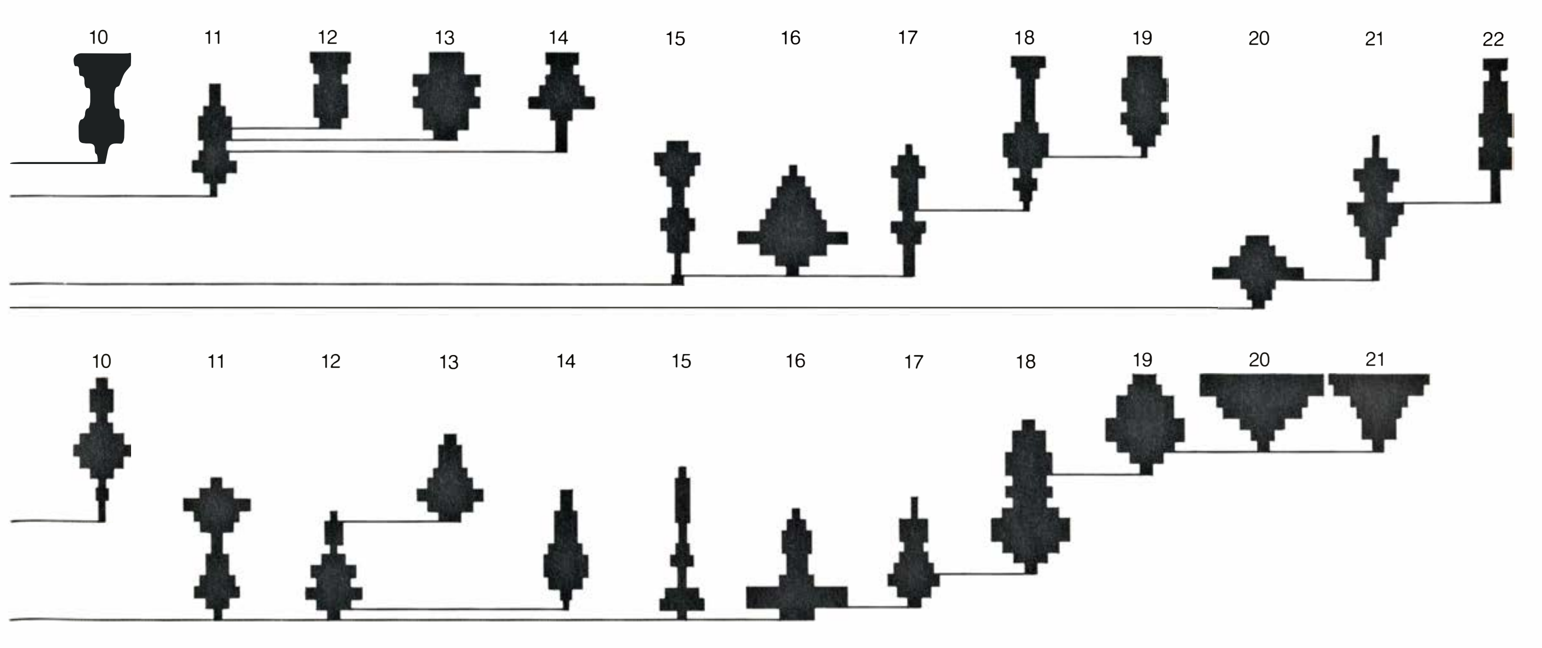
Se dejan pasar en un instante millones de años y el programa procede a inspeccionar los resultados del proceso evolutivo. Tal vez la antigua población de criaturas mantenga su identidad biológica durante algunos millones de años más. De ser así, el nodo original engendra otro nuevo, que se conecta mediante una línea a su progenitor. Puede ocurrir, por el contrario, que la población tenga éxito y se diversifique, originando una nueva categoría biológica. Tal resultado puede representarse mediante una bifurcación, en forma de Y, que parte del nodo primitivo. Uno de los brazos de la Y lleva a un nuevo nodo, que representa la continuación de la categoría biológica original, mientras que el otro conduce hasta un nodo nuevo, que representa el comienzo de una nueva categoría. Cabe, por último, la posibilidad de que la población llegue a extinguirse. En tal caso, el nodo original termina, sin que rama alguna parta de él.

Para determinar el destino de cada uno de los nodos del árbol, PALEOÁRBOL recurre al azar. ¿Ha de permanecer invariable su población, ha de engendrar una nueva categoría biológica o ha de extinguirse? A primera vista, sin embargo, esas tres posibilidades no reflejan auténticamente toda la riqueza de la estructura de la evolución biológica. En la forma en que hasta ahora he descrito el programa, todas las criaturas descendientes de un ancestro común son monofiléticas; dicho de otro modo, su parentesco es lo bastante próximo para situarlas en una misma gran categoría biológica, por lo cual pertenecen al mismo árbol. Empero, el desarrollo evolutivo conduce en ocasiones a nuevas grandes categorías y, en otras, a extinciones en masa, en las cuales desaparecen categorías completas. En taxonomía se distinguen muchas de tales categorías, que van desde variedades y subespecies hasta *phyla* y reinos. Por mor de simplicidad, en PALEOÁRBOL solamente se consideran dos categorías, la especie y el género, aunque cualquier otra interpretación de esas dos categorías serviría también al caso.

En PALEOÁRBOL, un género puede engendrar géneros del todo nuevos. El mecanismo es sencillo: una nueva especie se escinde del antiguo género y funda otro nuevo. Lo que no era sino una rama más del árbol de la evolución pasa de ese modo a tener la consideración de árbol por derecho propio. Evidentemente, también los árboles (o géneros) pueden llegar a extinguirse, a saber, cuando todas sus especies perezcan. El número de especies que en un momento dado integra un género es su *diversidad*, la cual no sólo mide la riqueza genética del género, sino también su probabilidad de supervivencia. Existe un elegante método para representar gráficamente los resultados de un experimento con PALEOÁRBOL: cada género viene representado por un apilamiento simétrico de barras horizontales, que recuerdan un huso o un tren de poleas. Cada barra representa una época nueva; la longitud de la barra en un nivel dado del apilamiento mide la diversidad del género en la época correspondiente [*véase la figura 1*].

Resulta ameno e instructivo generar a mano un árbol y su husillo asociado. Se dibuja un punto en una hoja de papel y se lanza un par de dados. Si la suma de los números que muestran los dados es 2, 3 o 4, la especie se extingue inmediatamente. *P. radiculus* ha nacido muerta, y del punto no emerge rama alguna. Si la suma es 9 o 10, la especie se diversifica. Dos ramas cortas emanan del nudo hacia arriba y en cada extremo se dibuja un punto. En el caso de que la suma de puntuaciones de los dados tenga cualquier otro valor, la especie no cambia. Brota hacia lo alto un simple vástago, que termina en otro punto. El experimento se repite en cada época para cada una de las especies todavía no extintas. El procedimiento origina un árbol; en cada nivel dado del árbol, el número de puntos yacentes en él puede representarse gráficamente por la longitud de una barra en el diagrama fusiforme [*véase la figura 2*].

Al lanzar los dados, la probabilidad de que una especie se extinga en la época siguiente es de 1/6, es decir, 0,167; la probabilidad de que se diversifique es de 7/36 (0,194) y la probabilidad de que permanezca invariable es de 23/26, a saber, 0,639. Tales probabilidades son sensiblemente iguales a las tomadas en PALEOÁRBOL y originan árboles muy similares. Dado que las probabilidades de extinción son levemente menores que las de diversificación, sería de esperar que algunos árboles se desarrollaran indefinidamente.



géneros biológicos, según el programa PALEOÁRBOL, *en versión de David M. Raup*

¿Ocurre realmente así? Me encantaría saber de lectores dispuestos a velar toda la noche para averiguarlo.

Para dibujar un diagrama fusiforme no es necesario mantener un árbol para cada género. PALEOÁRBOL se limita meramente a contar el número de especies que en cada época componen un género y a llevar un registro de las ramificaciones entre géneros. La gestión de ambas funciones puede serle encomendada a una única matriz bidimensional, llamada *historia*; sus columnas representan géneros y, las filas, épocas. Así pues, *historia*(i,j) es el número de especies que en el instante i posee el género j. Cuando PALEOÁRBOL ha simulado la evolución durante el número deseado de épocas puede imprimirse la matriz *historia* y utilizar los valores en ella registrados para trazar a mano los diagramas fusiformes. Los lectores con cierta experiencia en programación de gráficos podrían complementar el programa con otro que dibuje automáticamente los husos; pero la descripción detallada de tal ejercicio exigiría un artículo entero.

Para que funcione PALEOÁRBOL en su forma más sencilla debe entrarse al principio del programa el número de épocas, o "generaciones". El programa conserva ese número bajo el nombre *numgen* y lo utiliza para limitar el valor del índice i en la matriz *historia*. Conforme el programa ejecuta el más extenso de sus bucles, el valor de i va incrementándose a pasos de una unidad, desde i hasta *numgen*. Un segundo bucle, encajado en el anterior, responde al índice j de la matriz *historia*. Se define además una variable, *max*, que calcula el valor límite del índice j. Dado que al principio de cada pasada del programa sólo existe un género, a *max* se le asigna inicialmente el valor 1. Conforme se va ejecutando repetidamente el bucle externo, el número de géneros va sufriendo altibajos. En cada nueva época, *max* se iguala al número de géneros de la época precedente. Seguidamente, una variable, *lmax*, toma el valor de *max* al principio del bucle de índice j, y se hace que j recorra los valores de l a *lmax*.

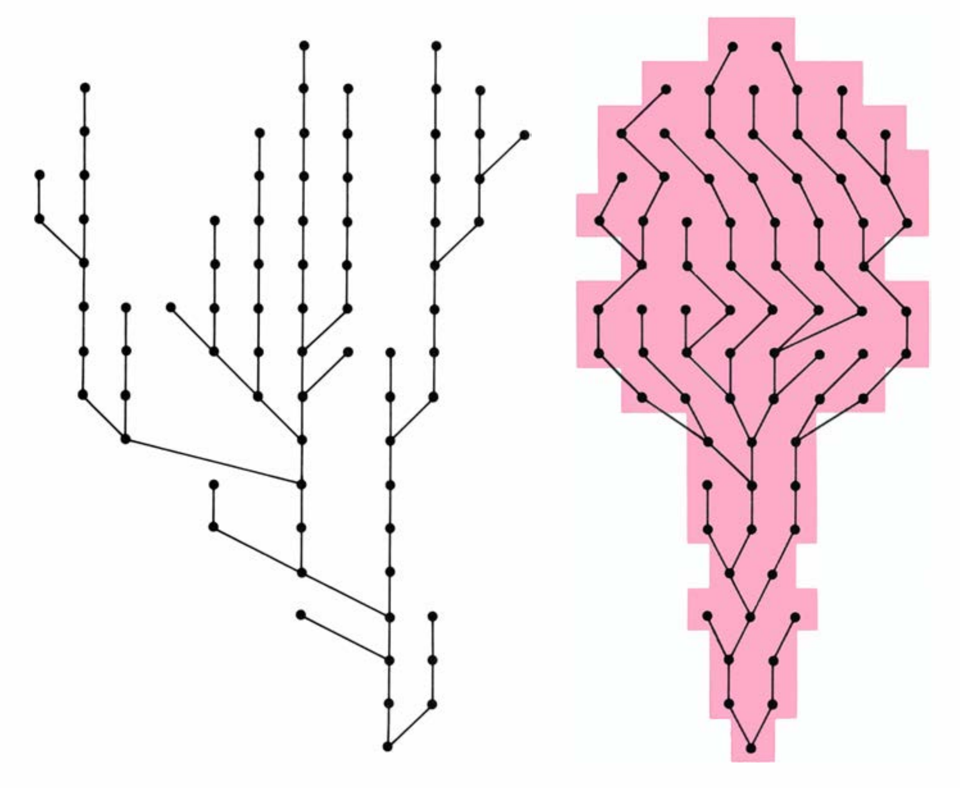
En el interior del segundo bucle, PALEOÁRBOL cuenta las especies que componen en ese momento el j-ésimo género y almacena provisionalmente tal número en una variable llamada *temp*. El programa entra seguidamente en el tercero y más interno de sus bucles, que determina qué suerte habrá de correr cada especie del j-ésimo género. El índice k del bucle interior puede considerarse un contador de especies que recorre los valores de 1 a *temp*; el valor de *temp* se transfiere también al lugar *historia*$(i+1,j)$ de la matriz, que está destinado a dar el número de especies que integrarán el j-ésimo género en la época siguiente, $i+1$.

Mediante la instrucción de generación de números aleatorios de que dispongamos en nuestro lenguaje de programación se selecciona al azar, para cada especie (o sea, para cada valor de k), un número comprendido entre 0 y 1. Si el número aleatorio obtenido es menor que 0,15, la k-ésima especie se extingue y el valor de *historia*$(i+1,j)$ se decrementa en una unidad. Si el número extraído al azar fuese mayor que 0,8, la k-ésima especie engendra evolutivamente un retoño e *historia*$(i+1,j)$ se incrementa en una unidad. Tal procedimiento garantiza que las especies tengan probabilidad 0,15 de extinguirse y probabilidad 0,2 de originar una especie nueva.

En el programa escrito por Raup, en el cual se inspira PALEOÁRBOL, la determinación de nuevos géneros se efectuaba merced a un análisis retrospectivo demasiado complejo para describirlo aquí. No obstante, el propio Raup ha hecho notar que se pueden lograr resultados razonablemente parecidos de modo más sencillo: suponiendo que cada especie dé origen a un género nuevo con la probabilidad, por cierto que bastante magra, de 0,02. Tal hipótesis ha de incorporarse al bucle más interno. Si el número aleatorio que gobierna la suerte de la k-ésima especie es mayor que 0,98, PALEOÁRBOL se entretiene durante un momento en crear un género nuevo en lugar de engendrar una nueva especie.

Hay en esta sección del programa varios detalles de régimen interno dignos de atención. Primero, *max* se incrementa en 1 y el i-ésimo elemento de la nueva columna de la matriz *historia*, es decir, *historia*(i,max), se hace igual al índice j del género que lo originó. De este modo la matriz puede almacenar al principio del recién creado género información concerniente al género que lo engendró. El lector (o un programa de representación gráfica) podrá así determinar el origen de cada género. En la época $i+1$, que es su primer estadio de auténtica evolución, el género recién creado contiene sólo una especie. De conformidad con ello, el elemento *historia*$(i+1,max)$ se hace igual a 1, continuando normalmente la evolución a partir de ese momento.

Con las probabilidades establecidas en el programa resulta casi inevitable que algunos géneros se extingan. En tal caso, la columna de *historia* correspondiente a un género recién extinto toma el valor de 0 y debe decrementarse *max*



2. Especiación en el seno de un género, determinada por lanzamiento de un par de dados

en una unidad. En algunos lenguajes de programación tal circunstancia puede suscitar dificultades. En efecto, en lugar de despreciar efectivamente tales columnas de la matriz, el bucle interno puede ejecutarlo una o dos veces, a pesar de que *temp* sea igual a 0. Algunos lenguajes pueden actuar como si el bucle se ejecutara decrementalmente, de 1 a 0; en tal caso el género puede tener una pequeña probabilidad de renacer milagrosamente. Para evitar tal situación es preciso insertar una condición de prueba al comienzo del bucle más interno, a saber: si *temp* es 0 debe saltarse el resto del bucle.

Como de costumbre, no faltarán lectores que gusten de "bricolear" con los programas sugeridos en esta sección. Por ejemplo, ¿en qué medida resulta afectada la diversidad si la probabilidad de extinción dentro de cada género se aumenta de 0,15 a 0,2? ¿Acaso la igualdad de las probabilidades de extinción y de proliferación será causa de que perezca toda forma de vida? Resultará interesante saber de lectores que se hayan topado con extinciones en masa o superviviencias por escaso margen.

A nadie debería sorprender que el segundo programa sea muy parecido a PALEOÁRBOL en estructura y función. Recordemos que se propone remedar la extinción y la supervivencia de los apellidos. Y, en efecto, podemos obtenerlo de PALEOÁRBOL suprimiendo el procedimiento encargado de engendrar nuevos géneros. Lo he bautizado NEOÁRBOL.

En NEOÁRBOL hay también una matriz, llamada *historia*, cuya función es llevar control de los acontecimientos al transcurrir el tiempo. Sin embargo, al comienzo del programa, la matriz *historia* no contiene uno sino 1000 elementos, que representan los 1000 apellidos ingleses prevalecientes en el año 1350. Sería un despropósito (no desprovisto de romántico encanto) incorporar al programa 1000 nombres verdaderos. En lugar de eso, cada columna de *historia* representa un único apellido, cuyo nombre, desafortunadamente, tiene que ser el índice numérico de la columna. El valor inicial que ocupa cada una de las 1000 columnas es 1, que representa una familia nuclear inglesa, compuesta por madre, padre y cierto número de hijos. En realidad, el programa sólo lleva control de los varones, por ser los individuos de la familia que transfieren el apellido de una generación a la siguiente.

Muy poco realista sería la simulación si en cada generación las líneas de descendencia familiar se limitaran a un máximo de dos, como en PALEOÁRBOL. Por consiguiente, en NEOÁRBOL a cada familia se le permite generar de cero a seis nuevas familias. El bucle más interno de NEOÁRBOL opera sobre los apellidos de igual modo que el bucle interno de PALEOÁRBOL sobre los géneros. Cuando NEOÁRBOL examina el *j*-ésimo apellido, pongamos por caso, el valor que se le asigna a la variable *temp* es el número de familias que en ese instante ostentan el *j*-ésimo apellido. El bucle interior va examinando por turno cada una de las familias. En cada caso, un número aleatorio determina el número de varones casados que produce la familia.

NUMERO DE VARONES CASADOS	0	1	2	3	4	5	6
PROBABILIDAD	0,317	0,364	0,209	0,080	0,023	0,005	0,001

3. Resumen estadístico de los matrimonios de varones ingleses, desde 1350

Para determinar las probabilidades de cada una de las posibles suertes que puedan correr los apellidos, Sturges y Haggett se valen de una tabla de los registros genealógicos obtenida por análisis estadístico [*véase la figura 3*]. Por ejemplo, la probabilidad de que una familia no produzca varones destinados a casarse es de 0,317. La probabilidad de que produzca exactamente uno es de 0,364, etcétera.

Los números aleatorios generados por el programa se convierten sin dificultad en una tabla de posibles resultados que reflejan las probabilidades de que una familia genere diversos números de hijos varones destinados al matrimonio. Por ejemplo, si el número aleatorio queda comprendido entre 0 y 0,317, ninguno de los hijos varones de la familia, si los hay, llegará a casarse. La familia (y quién sabe si el propio apellido) se "extinguirá". Si el número aleatorio cae entre 0,317 y 0,681 (suma de 0,317 y 0,364) habrá en la familia exactamente un hijo varón que se case. Dicho de otro modo, el número aleatorio caerá en el segundo intervalo, aproximadamente 364 veces de cada 1000, y tal proporción es igual a la probabilidad obtenida por análisis estadístico. El resto de la tabla se construye de modo similar.

En cuanto ha determinado la suerte que va a correr una familia en la nueva generación, NEOÁRBOL actúa exactamente igual que PALEOÁRBOL. Al comienzo de la *i*-ésima generación, el número de familias que portan el apellido *j* se almacena en la variable *temp*. El índice *k* del bucle más interno recorre entonces los enteros comprendidos entre 1 y *temp*, y el valor de *temp* se almacena en *historia*$(i+1,j)$, igual que en PALEOÁRBOL. Por cada familia de apellido *j* que no produzca varones casados se rebaja en una unidad el valor de *historia*$(i+1,j)$, reflejándose así el hecho de que en la generación siguiente habrá una familia menos que ostente el apellido *j*. Siempre que una familia de apellido *j* produzca un solo varón casado, el valor de *historia*$(i+1,j)$ quedará invariable. Por cada familia de apellido *j* que produzca dos hijos casados, el valor de *historia*$(i+1,j)$ se incrementará en una unidad, y análogamente en los restantes casos.

En cierto sentido, NEOÁRBOL y PALEOÁRBOL conducen a resultados contrarios. En NEOÁRBOL, por ejemplo, cada generación equivale a 28 años; así pues, el período que va de 1350 a 1986 requiere la computación de 22 o 23 generaciones. ¿Qué proporción de apellidos desaparecen a lo largo de ese tiempo? Sturges y Haggett descubrieron que el número de apellidos disminuye regularmente, y que a lo largo del período considerado, de 636 años, desaparecen casi tres cuartas partes de los apellidos. ¡Tal vez algunos lectores tengan la tenacidad de atender a NEOÁRBOL lo bastante para predecir en qué año quedarán reducidos a uno los mil apellidos iniciales!

Los resultados de PALEOÁRBOL han sido del todo diferentes. Como cabía esperar, y pese a las extinciones de géneros, la vida va haciéndose gradualmente más diversa. Con el transcurso del tiempo el número de géneros tiende a aumentar. Parecerá que algunos de ellos habrán de saturarse de especies hasta el punto de resultar virtualmente inmunes a la extinción antes del colapso del universo. Ello no obstante, en la versión inicial del programa, debida a Raup, se registró un número insólitamente alto de extinciones, desconcertando ese resultado.

PALEOÁRBOL se desarrolló en la dé-

cada de 1970, cuando numerosos científicos llamaban la atención sobre las aparentes pruebas de extinciones en masa que mostraba el registro fósil. De merecer crédito las pruebas aportadas, tales extinciones en masa podrían deberse a catástrofes geológicas o astrofísicas. En colaboración con Stephen Jay Gould, de la Universidad de Harvard, y otros, Raup propuso que un programa de simulación rápida, como PALEOÁRBOL, sirviera de hipótesis nula: si generase extinciones en masa sería menor la urgencia de explicarlas como consecuencias de acontecimientos catastróficos.

Para hacer justicia a Raup he de señalar que antes de redactar su programa no tenía motivos para dudar de la existencia de extinciones en masa. Raup esperaba no hallar correlación alguna, o muy pequeña, entre los resultados de su programa y las amplias fluctuaciones observadas en las series fósiles. Lo que en realidad encontró, sin embargo, es que la correlación era muy elevada. Algunas de las líneas filogenéticas generadas por el programa se ramificaron y ampliaron, mientras que otras se agotaron hasta desaparecer, exactamente igual que ocurre en el registro fósil. En ocasiones, incluso, se extinguían varias líneas al mismo tiempo. ¿Qué necesidad había de invocar una glaciación o la colisión con un asteroide, si el puro azar bastaba para explicar los registros de esas abruptas desapariciones?

Steven M. Stanley, de la Universidad Johns Hopkins, efectuó poco después de su publicación una dura crítica de la interpretación que Raup dio a sus resultados. Stanley señaló que el número de especies que componían los géneros en el programa era demasiado pequeño para que los resultados fuesen verosímiles. Cuanto menor sea el número de especies del género, tanto más probable es que las fluctuaciones de naturaleza aleatoria conduzcan a la extinción del género. En los géneros reales, el número de especies es, por lo común, lo suficientemente grande para resistir a tales fluctuaciones. Por tanto, y a pesar de las extinciones en masa que se produjeron en la simulación de Raup, las detectadas en los registros fósiles no tendrían por qué ser artefactos estadísticos. Raup reconoció inmediatamente la validez de las críticas de Stanley y en la actualidad es de la opinión de que las extinciones en masa probablemente no derivaron de cambios aleatorios.

Una de las razones de lo pequeño de la diversidad de las especies que muestran los resultados de Raup era que el programa declaraba inicialmente matrices bastante pequeñas; dichas matrices limitaban artificialmente cada género a un máximo de 40 especies. En palabras de Raup, "en aquel momento no nos dimos cuenta de la importancia que iba a tener el tamaño". A diferencia de PALEOÁRBOL, su programa no amontonaba más de una especie en un único elemento de la matriz, pues Raup quería reconstruir el árbol evolutivo completo de cada especie e inspeccionar después de cerca el proceso de especiación aleatoria.

Otra de las razones que explican la reducida diversificación por especies tanto del programa de Raup como de PALEOÁRBOL es que ambos parten de una única especie primigenia y construyen el resto a partir de ella. La aproximación que tal modelo podría dar sería óptima en la evolución de las formas vivas muy primitivas, cuando la diversidad de las especies fuera pequeña. Los lectores que deseen ver en acción la crítica de Stanley deberían dar a *historia* 100 géneros, compuestos cada uno por 100 especies. ¿Siguen presentándose extinciones en masa? Daré cuenta de cualesquiera resultados insólitos que se obtengan, sea para trilobites o para Smith.

En el artículo del mes pasado mencioné la enajenación tetradimensional de Magi. Mi ayudante algorítmico manifestaba haberse colado en la cuarta dimensión y haber descubierto algunas notables propiedades de los hipercubos. ¿Qué longitud tiene la diagonal principal de un hipercubo n-dimensional? preguntaba. ¿Qué sucede al inscribir una hiperesfera n-dimensional en un hipercubo? Me parecía a mí que las soluciones que me daba eran de locura, pues iban contra la intuición. La diagonal crece y se alarga ilimitadamente conforme va creciendo la dimensión del hipercubo, al tiempo que el volumen de la hiperesfera ¡va reduciéndose progresivamente!

Es fácil obtener la primera solución generalizando la fórmula de la distancia euclídea en dos dimensiones a mayor número de ellas: la longitud de la diagonal del hipercubo n-dimensional es, sencillamente, la raíz cuadrada de n, y ese número crece ilimitadamente al incrementarse n. No conozco ningún método elemental que demuestre la contracción hacia cero del volumen de la hiperesfera, pero Thomas Banchoff, de la Universidad de Brown, cuyos gráficos de una hiperesfera giratoria presentamos el mes pasado, da un buen argumento de plausibilidad.

El volumen del hiperoctaedro inscrito es una aproximación grosera del volumen de la hiperesfera. Pero, ¿cómo se caracteriza el hiperoctaedro inscrito? Al inscribir en un cubo un octaedro ordinario, los vértices de éste tocan al cubo en los centros de las caras. Análogamente, los vértices del hiperoctaedro yacen en los respectivos centros de las hipercaras del hipercubo. Ya no resulta difícil calcular el volumen del hiperoctaedro y ver que disminuye al aumentar la dimensión.

Bromas aparte, no he de agradecer todos esos intrigantes problemas a Magi, sino a Ronald L. Graham, el formidable matemático de los Laboratorios AT & T Bell.

En el artículo de abril mencioné el autómata ajedrecístico construido por el ingeniero español Leonardo Torres Quevedo. El autómata daba implacablemente mate al rey negro de su contrincante humano con la combinación de rey y torre. ¿Cómo construyó su máquina Torres Quevedo? Hallamos una descripción excelente, a pesar de su antigüedad, en un libro de David Levy, *Chess and Computers*. ¿Cómo podríamos diseñar las jugadas de tal máquina? Invitaba yo a los lectores a presentar algoritmos que fueran igualmente inexorables.

Tan distintos fueron los enfoques del problema (y no hablemos ya de estilos de presentación de los algoritmos), que me he visto obligado a considerar como solución más sucinta más de una. Tres lectores, Scott K. Liddell, de Silver Spring, Maryland, Paul Canniff, de Marlton, New Jersey, y Stephen J. Perris, de Baton Rouge, Louisiana, no sólo se valieron para dar mate de algoritmos similares, sino que escribieron, además, programas que confirmaban su eficacia.

El algoritmo de Liddell, el mejor de los tres, aplica una estrategia de división y giro: "Hace girar el tablero, buscando configuraciones en las cuales el rey negro se encuentre por lo menos dos hileras por delante del rey blanco. Hay siempre por lo menos una configuración así, pero la mayoría de las veces hay dos. Si el algoritmo solamente encuentra una configuración la selecciona sin más. De haber dos, el programa selecciona aquella en la que el rey negro se encuentre más cercano al fondo del tablero. Una vez seleccionada una posición, el programa corta el tablero, de tal modo que el rey negro no pueda avanzar. Si la torre blanca se

encuentra en una posición que impida cortar el avance del rey negro, se mueve la torre al extremo opuesto de la hilera. Independientemente de lo que hagan las negras, el programa es entonces capaz de cortar el tablero en la jugada siguiente. El procedimiento completo exige a lo más dos jugadas de las blancas."

Con la expresión "el procedimiento completo", Liddell se refiere a un ciclo fundamental de jugadas mediante las cuales el rey negro queda obligado a dar un paso hacia un ángulo del tablero. Una de las grandes ventajas que presenta el algoritmo subyacente estriba en su aprovechamiento de la simetría de rotación; si el rey negro no se encuentra "por delante" del blanco, el programa se limita a girar el tablero hasta que lo esté.

Diversas estrategias, presentadas por varios lectores, se fundaron en una noción clave de ajedrez, la oposición. Si los dos reyes se encuentran a sólo dos cuadros de distancia y ha de moverse uno de ellos, el rey de turno no puede acercarse más al otro. Forzosamente ha de mantener la misma distancia o alejarse más. Entre las estrategias fundadas en la oposición continuada tal vez la mejor sea la propuesta por Alexis A. Gilliland, de Arlington, Virginia. He aquí, ligeramente parafraseadas, las reglas que adopta:

1. La torre ocupa siempre la primera fila o la octava columna. Cuando sea atacada en una de ellas se la mueve siempre a la otra.
2. El rey blanco se mueve hacia el centro del tablero y trata de empujar al rey negro hacia la fila de la torre.
3. Las blancas buscan situarse "en oposición", en la cual los dos reyes ocupan la misma columna, están separados por una fila y le toca mover a las blancas. Para llegar a la oposición puede que las blancas hayan de desperdiciar una jugada en mover su torre, violando así temporalmente la regla 1.
4. Cuando las blancas logran situarse en oposición, dan jaque a las negras con la torre, llevándola hasta la fila del rey negro. De este modo, el rey negro se ve obligado a ceder una fila hacia el borde del tablero.
5. Se repiten los pasos 3 y 4 hasta que el rey negro llegue al límite del tablero. En tal situación, el paso 4 produce el mate.

Gilliland sostiene que su estrategia siempre produce mate. También hace notar que un algoritmo que dé mate en mínimo número de jugadas no tiene por qué ser de longitud mínima.

Taller y laboratorio

Un alambre capaz de "recordar" su forma sirve para construir motores

Jearl Walker

Un trozo de metal que haya sido levemente deformado por un golpe o una tensión recobra su forma original cuando cesa la presión. Ahora bien, si la deformación es notable, la mayoría de los metales no responden así. Una excepción se encuentra en ciertas aleaciones poco corrientes que guardan el "recuerdo" de su forma original incluso tras una deformación importante. Cuando un objeto hecho de una aleación con "memoria de forma" sufre una deformación y posteriormente se calienta por encima de cierta temperatura, recobra su forma original. El movimiento de recuperación presenta a veces vigor suficiente para tirar o empujar otra cosa. Es decir, el objeto puede realizar trabajo.

¿Puede este fenómeno servir de base a un motor utilizable? Son varios los que han intentado construir motores térmicos cuyas partes activas estuvieran constituidas por aleaciones con memoria de forma. En el mercado se encuentran actualmente algunos sencillos de este tipo. David Johnson, de Berkeley, California, se dedica a su estudio y al de ese tipo de aleaciones. Me acaba de mandar un informe manuscrito en el que describe cómo construir dos de ellos. Me ha ofrecido asimismo muestras de alambre hecho de la aleación con memoria de forma llamada "nitinol". (El nombre procede del níquel y el titanio que entran en la aleación y de las siglas del Laboratorio de Armamento Naval de Estados Unidos, donde se estudió por primera vez.)

Al alambre de nitinol se le confiere una forma recociéndolo; se le mantiene en la configuración deseada mientras se calienta hasta una temperatura elevada. Supongamos que mantenemos el alambre en forma de U y lo calentamos. Tras haberse enfriado, lo retorcemos dándole un nueva forma, una S, por ejemplo. Pues bien, si luego se calienta por encima de una temperatura de transición (que depende de la composición), recobra la forma de U.

Además, el nitinol puede desarrollar una memoria de su forma por debajo de la temperatura de transición si se le somete a un proceso de "amaestramiento". Para ello el alambre se calienta repetidamente hasta un punto por encima de la temperatura de transición, se le deja que recupere su forma de recocido (una U, por ejemplo) y luego se enfría por debajo de la temperatura de transición. Cada vez que se enfría, se le obliga a adoptar otra forma concreta, por ejemplo, una S, como antes. Tras calentarlo y enfriarlo varias veces, el alambre comienza a recordar la S. A partir de entonces, adoptará la forma de S siempre que se enfríe por debajo de la temperatura de transición. Este recuerdo altera algo el recuerdo de la forma de recocido; y está también más débil.

En la figura 1 se representa un diseño de Johnson de una turbina de nitinol. Las poleas *A* y *B* están sujetas a un eje. El radio de *A* es un 30 por ciento mayor que el de *B*. Otras dos poleas, llamadas poleas locas, están inmersas en sendos baños de agua, uno caliente y el otro frío. Alrededor del dispositivo de poleas discurre un alambre de nitinol fuertemente arrollado en forma de muelle helicoidal. Para que éste no resbale, las poleas *A* y *B* son estriadas.

Si el artefacto de Johnson está correctamente construido, el muelle se impulsa a sí mismo a la vez que mueve las poleas, haciendo que gire rápidamente el eje en el que están montadas *A* y *B*. Ese movimiento prosigue en tanto los baños de agua se mantengan caliente y frío.

El movimiento resulta de los cambios que experimenta el nitinol al atravesar los baños. En el agua caliente, se calienta por encima de la temperatura de transición y se contrae, actuando enérgicamente sobre *A* y *B*. En el agua fría, se enfría por debajo de la temperatura de transición y se dilata. Su acción sobre *A* y *B* es entonces más débil.

Consideremos las fuerzas actuantes sobre *A* y *B* cuando el muelle se contrae en el agua caliente. Obsérvese que el muelle está enrollado en torno a las poleas en sentidos contrarios. De ahí que la fuerza tienda a producir una rotación antihoraria en *B* y una rotación horaria en *A*. La pugna no queda en punto muerto ya que la rotación de un objeto depende del momento de la fuerza, y no de la fuerza misma actuante sobre él. El momento es el producto de la fuerza por su brazo. El brazo de una polea es su radio, y como el radio de *A* es mayor que el de *B*, predomina el momento ejercido sobre *A* y el eje gira en sentido horario.

El muelle del baño frío actúa también sobre *A* y *B*. De nuevo, el momento ejercido sobre *A* es mayor porque su radio es mayor. El resultado debería ser una rotación antihoraria de las poleas y del eje. Recordemos, sin embargo, que las fuerzas producidas por el muelle dilatado en el agua fría son más débiles que las del muelle contraído en el agua caliente. Así pues, el movimiento neto de las poleas y el eje es en sentido horario.

Para asegurarse de que el dispositivo funciona correctamente hay que tomar varias precauciones. El muelle no resbalará si *A* y *B* presentan unas acanaladuras inclinadas (en un ángulo de 60 grados al menos). Para reducir el rozamiento, los ejes de todas las poleas deben montarse en cojinetes de bolas. Las poleas locas estarán suficientemente separadas de *A* y *B* para estirar los tramos de muelle comprendidos entre ellas en un 50 por ciento cada uno.

El alambre de nitinol tiene un diámetro de 0,5 milímetros. El muelle se construye enrollándolo en forma de espiral apretada en torno a una varilla metálica de unos 5 milímetros de diámetro. El alambre y la varilla se calientan hasta unos 520 grados Celsius, temperatura a la que el conjunto resplandece con un tenue color rojo. Esta operación recuece el alambre, de tal modo que cada vez que alcance una temperatura por encima de la tempe-

ratura de transición tenderá a recuperar la forma que tenía en la varilla. Cuando el motor funciona y el muelle atraviesa el baño frío varias veces, queda amaestrado para una segunda forma: una hélice menos apretada. A partir de ahí, el muelle adquiere el recuerdo de dos formas, la hélice de poco paso cuando se halla por encima de la temperatura de transición y la hélice de más paso cuando está por debajo de ella.

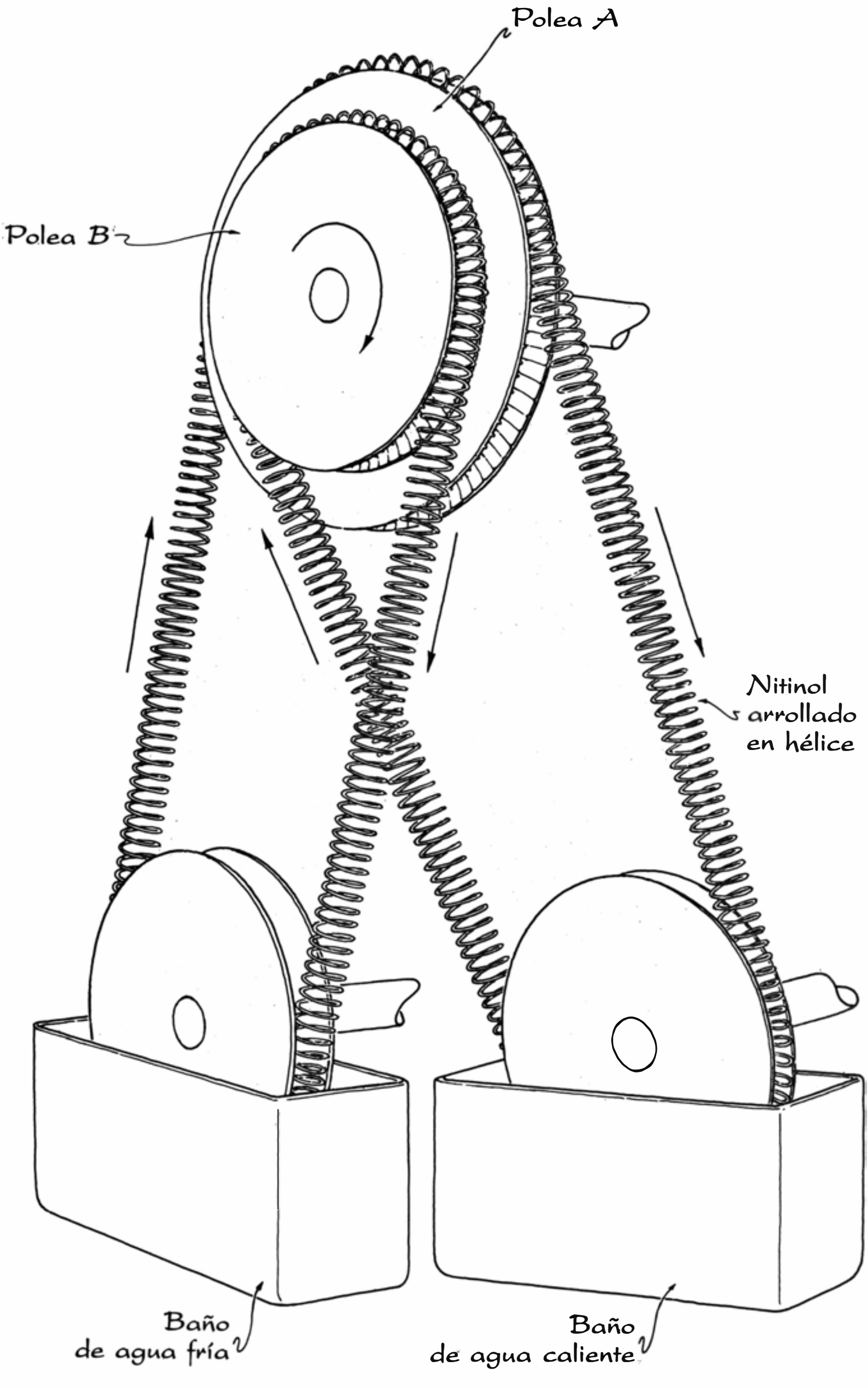
En el nitinol la memoria tiene su origen en los tipos de cristal que determina su estructura. Tales cristales son sensibles a la temperatura y a los esfuerzos externos. Cuando el alambre está por encima de su temperatura de transición, se encuentra en la llamada fase madre. Si la temperatura desciende por debajo de la de transición, grandes grupos de átomos se reorganizan para formar una estructura cristalina llamada, a veces, martensita inducida por temple. (Nombre engañoso, pues parece implicar la necesidad de un enfriamiento rápido.)

Si el alambre frío se deforma por estiramiento, parte de aquella martensita se transforma en lo que se puede llamar martensita inducida por esfuerzo. Si el esfuerzo es mayor, lo mismo ocurre con la transformación. Si a continuación se calienta el alambre por encima de la temperatura de transición, los átomos pasan de las formaciones martensíticas a la fase madre. De estas transformaciones se dice que son sin difusión, para indicar que se trata de una reordenación a gran escala de los átomos y no de una difusión de los átomos a través de la estructura cristalina.

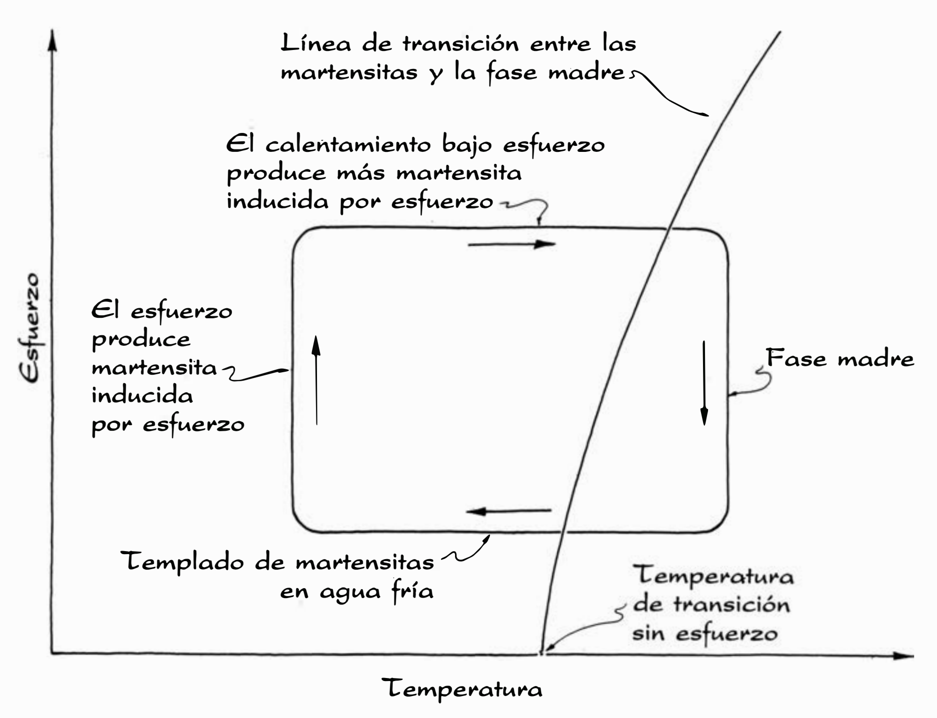
La fase madre se compone de cristales cúbicos y la martensítica de cristales aciculares agrupados en pequeños dominios. En cada dominio los cristales se alinean. Una explicación de los diferentes tipos de martensita se basa en las alineaciones relativas entre dominios. Así, cuando el nitinol libre de esfuerzos se enfría a partir de la fase madre, los dominios martensíticos están orientados al azar. Esta organización caracteriza a la martensita inducida por temple. Si se estira entonces el alambre hasta distorsionar su forma, parte de los dominios se reorientan apuntando en la dirección del esfuerzo. Esta reorientación permite al alambre adaptarse a la variación de longitud. Una mayor tensión supondrá más alineaciones, lo que conduce a la formación más generalizada de ese tipo de martensita.

Cuando el alambre se calienta por encima de su temperatura de transición, los cristales aciculares de martensita se transforman en los cristales cúbicos de la fase madre. Como éstos y los aciculares tienen formas diferentes, no encajan en el mismo espacio. La formación de los nuevos cristales se produce de manera forzada y almacenarán energía de deformación. Acabarán moviéndose para cambiar de posición y orientación, al objeto de aliviar los esfuerzos y liberar la energía que contienen. Donde los dominios martensíticos estén orientados al azar, esa acción tendente a aliviar las tensiones no producirá un movimiento neto del alambre, pero en donde los dominios estén alineados el alivio de la tensión obligará al alambre a anular los efectos de estiramiento y deformación previos. Así es como el alambre recupera su forma de recocido.

El trabajo se genera recalentando el alambre mientras éste se encuentra bajo una moderada deformación producida por una tracción externa. Cuando el alambre alcanza la temperatura de transición, su conversión a la fase madre vuelve a engendrar cristales cúbicos de manera forzada. Como antes, éstos tienden a aliviar la tensión devolviendo al alambre su forma de re-



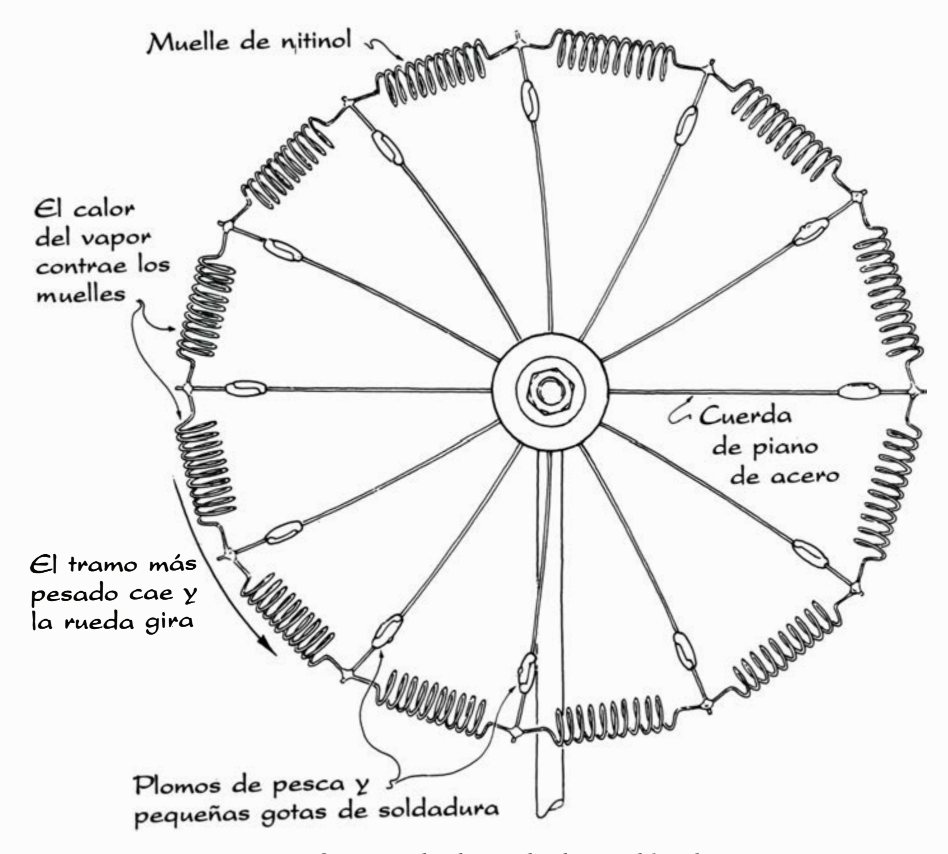
1. Motor de alambre de nitinol de David Johnson



2. Diagrama de fases para el nitinol de un motor

cocido. Pero ahora el alambre debe actuar, tirando o empujando, contra la tracción externa, realizando así un trabajo. La energía para realizar trabajo se obtiene de la energía de deformación almacenada en los cristales cúbicos cuando éstos se formaron.

Por ahora, nadie sabe del todo por qué el nitinol puede amaestrarse para que recuerde una segunda forma cuando se halla por debajo de la temperatura de transición. Una hipótesis apunta a que la repetición de los calentamientos y enfriamientos, con las consiguientes transformaciones cristalinas, introduce defectos en la estructura cristalina. Cada uno de estos defectos introduce tensiones adicionales en el cristal. Cuando un cristal amaestrado se enfría por debajo de su temperatura de transición, las tensiones mecánicas originadas por los defectos obligarán a que el alambre recupere la forma adquirida por amaestramiento.



3. Nitinol y la rueda desequilibrada

En otra explicación del fenómeno se admite que la martensita enfriada desde la fase madre puede existir en varias configuraciones. Supongamos que haya sólo dos de tales configuraciones y que una de ellas crezca más deprisa si el alambre se encuentra bajo compresión al enfriarse, mientras que la otra crezca más deprisa si el alambre está sometido a tracción.

Si la aleación está libre de esfuerzos cuando se enfría, ambos tipos de cristales crecerán a la misma velocidad. En el alambre enfriado se tendrán, por tanto, iguales cantidades de ambos. Cada uno introduce en el alambre esfuerzos de deformación; ahora bien, como son de la misma intensidad, el alambre no sufre esfuerzo neto alguno capaz de alterar la forma que tenía antes del enfriamiento.

Si se somete el alambre a compresión al enfriarlo, uno de los tipos de cristal crece más deprisa que el otro; y se dará la situación inversa si el alambre está bajo tracción al enfriarse. Supongamos que se mantiene el alambre flexionado durante el enfriamiento. La martensita tipo compresión se formará a lo largo de la parte interior de la combadura y la de tipo tracción se formará a lo largo de la parte exterior. Si el alambre se calienta y enfría repetidamente mientras se mantiene combado, los dos tipos de martensita empezarán a formarse automáticamente en sus respectivos lados. Puede llegar a ocurrir que el proceso se automatice hasta el punto de que ya no haga falta mantener la sujeción del alambre. Cuando se enfríe, en un lado aparecerá la martensita tipo compresión y en el otro lado la de tracción. Y los esfuerzos de deformación que introducen los cristales en cada costado del alambre provocan la flexión de éste. Ya está amaestrado.

Para seguir las transformaciones de la estructura cristalina en el motor de Johnson, imaginemos un pequeño tramo del muelle y designémoslo por x. Se puede dibujar un diagrama de fases del esfuerzo en función de la temperatura [*véase la figura 2*]. A medida que x se desplaza por el motor, recorre el trayecto indicado en el diagrama de fases. Cuando se transforma en la fase madre, cruza la línea que separa la fase

madre de las formaciones martensíticas, y lo mismo ocurre en la transformación inversa. Así, un ciclo completo de *x* en el motor corresponde a una vuelta completa a lo largo del trayecto del diagrama de fases.

Cuando *x* se traslada desde el baño frío a la polea *A*, se encuentra a baja temperatura porque acaba de pasar por el agua fría. Se halla entonces sometido a un moderado esfuerzo de deformación porque la porción de muelle sumergida en ese momento en el agua fría se está dilatando. Por tanto, *x* está compuesto de una mezcla de martensita inducida por temple e inducida por esfuerzos. Este estado corresponde al trozo del trayecto situado en la parte inferior izquierda del diagrama.

Cuando *x* pasa por *A*, aumenta la tracción sobre *x* porque el segmento de muelle que en ese momento se encuentra en el baño caliente se está contrayendo. El consiguiente aumento en el esfuerzo de deformación orienta en *x* más dominios martensíticos. Este estado corresponde al trazo del trayecto situado en la parte superior izquierda del diagrama.

Al llegar al baño caliente, *x* se calienta por encima de la temperatura de transición. La martensita se transforma en la fase madre. Los cristales cúbicos se forman bajo esfuerzos considerables y almacenan mucha energía de deformación. Pero haciendo que *x* se contraiga, se alivian los esfuerzos y se reduce la energía que almacenan. Por ser *x* solidario del resto del muelle, tirará de los segmentos de alambre de nitinol situados entre él y las poleas estriadas. Los momentos resultantes actúan sobre éstas originando la rotación.

El éxito del motor depende de la capacidad de *x* y de las otras secciones del alambre para realizar trabajo cuando se encuentran en el baño caliente. Si inmediatamente antes del baño la tracción que sufre *x* es baja, se orientarán pocos dominios martensíticos. Y cuando los cristales aciculares se conviertan en cúbicos, la tendencia de *x* a contraerse será pequeña. Por tanto, la fuerza sobre las poleas será escasa. Podríamos vernos tentados a separar aún más la polea loca de *A* y *B*, y así aumentar el estiramiento del muelle y el esfuerzo sobre *x*. Esta maniobra tiene un inconveniente: *x* sufrirá una tracción tan grande que no podrá recobrar su forma de recocido cuando se halle en el baño caliente. O sea, que comenzará a perder gradualmente ese recuerdo.

Cuando *x* pasa por la polea *B*, la tracción sobre *x* se reduce porque la porción de muelle que entonces se encuentra en el baño frío se está dilatando. Este estado corresponde a la parte inferior derecha del diagrama de fases. (Paso por alto el detalle de que el alambre ya se esté enfriando al llegar a *B* por efecto del aire circundante.) Cuando *x* llega al baño frío, gran parte de la fase madre se transforma en martensita inducida por temple. Asimismo, parte de la fase madre se transforma en martensita inducida por esfuerzos, ya que *x* sigue sometido a cierta tracción pese a haberse dilatado. Este estado corresponde a la parte inferior derecha del diagrama de fases. A partir de aquí *x* repite el ciclo.

Otro motor de nitinol consiste en una pieza circular a la que se fijan radios de acero hechos de cuerda de piano [*véase la figura 3*]. La pieza central puede ser una rueda de plástico de un juguete. Los trozos de cuerda de piano miden 0,7 o 0,8 milímetros de diámetro por unos 18 centímetros de longitud. Se unen a la rueda con cola epoxi. Entre los extremos exteriores de los radios se disponen tramos de alambre de nitinol arrollados en hélice. El alambre de nitinol se ata a los radios con pequeños trozos de alambre de cobre. Cuando los trozos de muelle estén instalados, cada uno debe haberse alargado en un 20 por ciento respecto a su longitud cuando estaba enrollado. Cerca de los extremos exteriores de los radios se fijan plomos de pesca de unos siete gramos. Hay que equilibrar la rueda añadiendo pequeñas soldaduras a los plomos, ya que una rueda desequilibrada no rotaría libremente en un eje horizontal.

Para poner el motor en movimiento se dirige vapor procedente de una olla a presión sobre un muelle tendido a un lado de la rueda pero cerca de la parte superior. Cuando el muelle se haya calentado por encima de su temperatura de transición, se contraerá y tirará de los radios contiguos. Este movimiento desplaza más peso hacia la zona calentada, desbaratando así el equilibrio de la rueda, y con la caída de la porción pesada la rueda gira. Cuando el muelle caliente salga del vapor se enfriará y dilatará, restituyendo la forma de los radios. Mientras tanto, otro muelle habrá entrado en el vapor, con lo que se contraerá y atraerá peso hacia sí. De este modo prosigue el ciclo, con la rueda girando en tanto se dirija vapor hacia los muelles. La velocidad de rotación la determina la rapidez con que se enfríen los muelles tras salir del vapor.

Libros

Revisión del darwinismo, semiconductores electrónica industrial y tortugas venezolanas

Carlos Castrodeza, Federico García Moliner, F. Javier López Aligué y Gustavo A. Llorente

EL ECLIPSE DEL DARWINISMO, por Peter Bowler. Editorial Labor; Barcelona, 1985. La historiografía de la ciencia de esta segunda mitad de nuestro siglo está revelando que es cada vez más difícil averiguar por qué unas teorías se abandonan a favor de otras. Y ya no es cuestión de explicar los cambios de actitud por medio de esas visiones paradigmáticas de las que Kuhn nos hizo partícipes durante casi dos décadas desde 1962. El mismo Kuhn las ha dejado ya de lado. Simplemente, todo parece suceder como si la ciencia, al igual que cualquier otro aspecto cultural, tuviera su propia dinámica y las interpretaciones de los fenómenos variaran como varían los organismos en general. Es decir, algunas de las interpretaciones que surgen sobreviven porque son aceptadas en el medio intelectual en que aparecen y otras lo hacen porque, sin ser expresamente aceptadas, nadie las impugna con ánimo de descartarlas.

Bowler, en un libro que resulta bastante difícil de leer por su densidad, estudia esa realidad historiográfica en el contexto de la biología evolutiva. Desde luego, la profesionalidad del autor no se pone en duda. En efecto, nos hallamos ante uno de los historiadores de la ciencia más competentes de nuestros días.

En la introducción se recuerda que la ortodoxia darwinista actual no lo fue así siempre y que, efectivamente, en los últimos 20 años del siglo pasado y primeros 20 del presente, pasó por momentos difíciles en que proliferaron y se aceptaron teorías no darwinistas. Bowler aclara que lo que tiene interés es conocer a fondo por qué una teoría que entró en el mundo de la ciencia con buen pie y luego, en nuestro siglo, predominó tan absolutamente, tuvo una época intermedia en que se rechazó por buena parte de la comunidad científica. Es decir, para el autor tiene más sentido conocer la razón de este rechazo que la validez teórica de los esquemas que durante ese período reemplazaron a la teoría de la selección natural. Al mismo tiempo, con el resurgimiento del darwinismo, Bowler quiere dilucidar cómo se comportan los científicos cuando se dan cuenta de que las teorías y valores aceptados no se asientan ya sobre un terreno tan firme como antes.

Seguidamente, en el primer capítulo, se intenta documentar en líneas generales que hubo un eclipse del darwinismo resultado de una crisis provocada por ciertas anomalías de la teoría de Darwin que se hicieron insuperables cuando determinados biólogos de prestigio ofrecieron interpretaciones contrapuestas a la de Darwin. Se quiere dejar claro desde un principio que el hecho de la evolución no se solía poner en duda y que la controversia se centraba en la universalidad del mecanismo evolutivo propuesto por Darwin. Bowler saca a relucir parte de la obra del ensayista inglés (de origen húngaro) A. Koestler, recientemente fallecido, donde este escritor defiende un modo de pensar antidarwinista de acuerdo con ideas pasadas. No estoy de acuerdo con el aserto de Bowler de que dicha obra ha recibido poca atención por parte de los historiadores de la ciencia. Es más, Bowler resalta las supuestas incorrecciones de las ideas de Koestler con una actitud que es sorprendente en un historiador profesional. Y es que dicho autor estudia las ideas antidarwinistas como anomalías históricas que hay que entender pero que en ningún momento se pueden tomar totalmente en serio; a pesar de que dichas ideas hayan reaparecido con un vigor inusitado en la criticada obra de E. J. Steele y con todavía mucho más ímpetu teórico en la de P. P. Grassé.

El segundo capítulo se propone encauzar la trayectoria del darwinismo de tal modo que quede claro cómo surgió la oposición al mismo desde su inicio por parte de ciertos sectores de la comunidad científica. Bowler destaca, con sobrada razón, al biólogo inglés católico converso St. Georges Jackson Mivart que fue el crítico más directo que tuvo Darwin, sobre todo en lo que respecta al problema del origen de las adaptaciones (cómo se inicia un carácter adaptativo) y a la complejidad de algunas de éstas. También resalta el autor al "darwinista" alemán E. Haeckel que colocaba a Darwin a la par con el galo Lamarck y el teutón Goethe en cuanto a la concepción de la teoría evolutiva. De esto se deduce que a Darwin le costaba trabajo hacerse comprender, y los que se declaraban sus seguidores, como Haeckel, le hacían un flaco favor ya que presentaban una imagen de la teoría de Darwin enormemente personal. Asimismo se detecta en cuanto a la difusión de las ideas de Darwin una polarización creciente entre los naturalistas propiamente dichos y paleontólogos y los experimentadores (de laboratorio). En los años difíciles, el darwinismo se refugia entre estos últimos porque los naturalistas tendían a adoptar cada vez más la herencia de los caracteres adquiridos como mecanismo evolutivo principal y los paleontólogos una fuerza interna que dirige la evolución en determinadas direcciones.

También se destaca el neodarwinismo de A. Weismann, que era inicialmente la teoría de la selección natural desprovista de todo ingrediente lamarckista, aunque con posterioridad Weismann introdujera en su teoría, denominada del plasma germinal, elementos ortogenéticos. Igualmente se subraya la división existente entre los darwinistas más puros o gradualistas, también denominados biómetras (K. Pearson, W. F. R. Weldon) y los saltacionistas (F. Galton, W. Bateson) que no admitían la evolución gradual que Darwin defendía, sino una evolución discontinua de carácter, diríamos hoy, neutralista, donde, consecuentemente, la selección natural no tenía un papel preponderante.

Se puede decir que, en gran medida, el libro comienza en el capítulo III que el autor dedica a lo que llama la decadencia de la evolución teísta. Normalmente, con el discurrir del siglo XIX, to-

das las teorías evolucionistas van eliminando las referencias teológicas remanentes tanto en sus axiomas definitorios como en sus consecuencias. Sin embargo, algunos autores, lejos de ver en el evolucionismo de Darwin una refutación definitiva de la intervención directa del Creador en su obra, toman, muy por el contrario, la idea evolucionista como una corroboración de esa misma intervención. Uno de estos autores fue Mivart, antes citado, así como el duque de Argyll, coetáneo de Darwin, que defendía, por ejemplo, el influyente postulado de que los órganos vestigiales de los seres vivos no eran restos de adaptaciones pasadas sino pruebas de proyectos futuros del Creador. Entre otros muchos evolucionistas teístas, Bowler destaca a H. Bergson, ya en una época muy posterior, pero no menciona a Teilhard de Chardin en su afán quizá de querer demostrar que dicho movimiento teísta pertenecía a un pasado a extinguir. Creo que el problema es más complejo de como queda planteado en el sentido de que en vez de pensar en decadencia se debería considerar la realización de una sustitución terminológica que en algunos casos está más clara que en otros.

A continuación viene lo que a todas luces es el capítulo central del libro y que se dedica de lleno al lamarckismo de finales del siglo pasado y principios del actual. Esta hipótesis evolucionista se desarrolla sobre todo en Estados Unidos, pero tiene importantes manifestaciones en Alemania y Francia y menos en Inglaterra. Bowler insiste repetidas veces en que el problema fundamental con que se enfrentaba el lamarckismo era la dificultad de obtener resultados experimentales que le apoyaran en su oposición a la teoría de la selección natural. Posiblemente sea este argumento, a mi juicio, el desliz interpretativo más sobresaliente del libro, porque el éxito experimental de la teoría de Darwin también brillaba por su ausencia. Otra cosa es que las interpretaciones de los fenómenos fueran dialécticamente más convincentes para la mayoría o grupo más influyente en un caso que en el otro. Lo que Bowler intenta es explicar por qué los lamarckistas tuvieron su época de gloria para luego fracasar. ¿Fracasaron realmente los lamarckistas en el terreno experimental o hubo otras razones para su caída en el olvido? La respuesta a esta pregunta no resulta nada clara a pesar de los esfuerzos documentalistas del autor, que lo que sí consiguen es que el lector se dé cuenta de que la problemática subyacente es compleja.

El capítulo IV se circunscribe al antidarwinismo en Francia. Se plantea la situación sociológica de la ciencia francesa con respecto a la anglosajona. La comunidad científica francesa estaba prácticamente aislada del resto de la europea en el tema al respecto; por añadidura, estaba centralizada en extremo y altamente jerarquizada. En estas circunstancias las disensiones no proliferan. Asimismo, el racionalismo del academicismo galo incentivaba el trabajo de laboratorio a expensas del de campo. Otro factor importante es que las eminencias que eran Cuvier, primero, y luego Pasteur y Bernard, no consideraban la hipótesis evolucionista como digna de ningún crédito científico. Posteriormente, el nacionalismo hace de Lamarck una figura clave en el contexto evolutivo en detrimento de Darwin. Bowler hace hincapié, como muchos otros estudiosos, en que esa situación antidarwinista y, en cierto modo, antievolucionista, persiste hasta nuestros días. De nuevo, pienso que esa opinión es cuestionable porque existe un importante contingente de genéticos de poblaciones franceses perfectamente instalados en el nuevo darwinismo de la teoría sintética de la evolución (síntesis de darwinismo y mendelismo).

El capítulo que sigue está dedicado al lamarckismo en Estados Unidos. Se distingue sobre todo a los dos paleontólogos E. D. Cope y A. Hyatt. En ambos se da una combinación desigual de teologismo (sobre todo en Cope), lamarckismo y ortogénesis (especialmente en Hyatt). La variante neolamarckista en numerosos casos no se corresponde con ideas supuestamente afines al lamarckismo tradicional en el sentido de que los caracteres adquiridos en la versión moderna se piensa que se heredan, sean adaptativos o no. En efecto, en numerosos casos se postula que se heredan formaciones degenerativas que conducen al organismo afectado a la extinción. El capítulo que continúa, dedicado a la ortogénesis, se podría fundir perfectamente con el anterior en el sentido de que Bowler sigue tratando de toda una pluralidad de autores, ahora también europeos, que combinan el nuevo lamarckismo pesimista con la ortogénesis y el darwinismo, una vez más, en diversas proporciones. En este capítulo figura en una posición singularmente destacada D'Arcy Wentworth Thompson que, en su influyente obra *On growth and form*, publicada en 1917, defiende una especie de ortogénesis matemática que con posterioridad incidió muy directamente en el darwinismo como, por ejemplo, en la noción de crecimiento alométrico que introdujo J. Huxley. También se debe mencionar en este contexto la obra de L. S. Berg, *Nomogenesis*, donde se propone una versión de ortogénesis química que lejos de haberse extinguido se encuentra completamente actualizada, por ejemplo en la obra de E. Schoffeniels.

El último capítulo se dedica a la teoría de la mutación del naturalista holandés Hugo de Vries. Este autor, para Bowler, es ya un antidarwinista en sentido moderno, es decir, todo tipo de presupuesto lamarckista y relativo a la ortogénesis queda suprimido. De Vries introduce un modelo de evolución saltacionista en donde las macromutaciones son las que dan forma a la evolución, pero en un sentido puramente aleatorio, o sea, que la apariencia de dirección que puede reflejar el proceso evolutivo no supone ningún tipo de predeterminación. Como añadido, la selección natural darwiniana acoplaría por micromutaciones las macromutaciones de De Vries al medio ambiente con mayor precisión. Bowler conecta muy bien la visión de T. H. Morgan en ese esquema que luego se convertiría para este biólogo en un modelo darwiniano al reducir las mutaciones a micromutaciones en todos los casos, aunque dicho investigador nunca llegara a admitir la intensidad de la selección natural como lo harían los darwinistas más ortodoxos. Bowler también relaciona admirablemente la teoría de De Vries con teorías disidentes posteriores, como la de Golschmidt y la de Gould y Eldredge en la actualidad.

La traducción en general es buena, aunque a veces insegura, y las erratas son escasas. La edición está bien cuidada y es de agradecer que se hayan incluido tanto el índice de autores como el de materias. (C. C.)

SEMICONDUCTOR PHYSICS, por K. Seeger. Springer-Verlag; Berlín-Heidelberg, 1985. Springer es una conocida editorial de prestigio en física, el autor de este libro es un científico de prestigio en física de semiconductores y el libro entra en su tercera edición. Con todos estos elementos no puede tratarse de una obra banal. Es un texto bueno. La pregunta es: ¿para qué?

En la contracubierta se afirma que se trata de un libro de texto adecuado para estudiantes de final de licenciatura o comienzos de doctorado y también para quienes deseen introducirse en este dominio de la física de sólidos o en los aspectos tecnológicos de la electró-

nica de semiconductores. Es inevitable que en el tratamiento teórico el libro se quede frecuentemente a mitad de camino. Así, por ejemplo, un estudiante tendría serias dificultades en asimilar satisfactoriamente la sección 2.2 sobre estructura de bandas, a pesar de su exposición elemental. De fonones no se dice casi nada, aunque en la sección 4.8 se destaca (acertadamente) que en semiconductores no degenerados la conducción térmica es principalmente vibracional. Algo más (unas cinco páginas) se dedica a los fonones en el capítulo 6, porque son imprescindibles para el estudio de los mecanismos de colisión que limitan la movilidad de portadores de carga, tema central del libro. Otros aspectos de la física de semiconductores reciben parejo tratamiento exiguo. Nos hallamos, en realidad, ante un estudio bastante extenso, informativo, y en algunos aspectos muy bueno, de las propiedades electrónicas de los semiconductores.

Apenas si se ahonda en la estadística de electrones y huecos en semiconductores. Lo cual podría inducir erróneamente, por ejemplo, a pensar que la ley de acción de masas es siempre aplicable en semiconductores cuando en realidad sólo rige (al menos en la forma presentada en este libro) para estadística no degenerada (Maxwell-Boltzmann). Ciertamente uno esperaría que, dada la situación real en muchas muestras semiconductoras con alto contenido de impurezas, el tratamiento de problemas estadísticos debería ser algo menos elemental y entrar en la degeneración parcial, o al menos avisar al lector en las repetidas ocasiones en que se invoca la ley de acción de masas clásica.

La teoría del transporte, núcleo de buena parte del libro, está en general bastante bien expuesta, aunque no va más allá de los modelos de tiempo de relajación. Lo que, en la práctica, es suficiente para cubrir casi todos los casos examinados en el libro, aunque no todos: por ejemplo, el relativo a las colisiones de electrones con fonones polares en temperaturas intermedias, abordado aquí con excesiva simplificación (aparte de aspectos más avanzados de lo que se llama el problema del *polaron*, que para los semiconductores de interés práctico no reviste especial importancia).

En una página y media se resuelve el ruido de fondo y teorema de Nyquist; en dos, la conducción por saltos. Ahorro en demasía para los tiempos actuales. Tampoco reciben mayor atención los semiconductores orgánicos o impurezas profundas. Cierto es que no se puede incluir todo con la extensión adecuada en un solo libro, aunque el escasísimo tratamiento de estados de superficies e interfases constituye una omisión difícil de justificar.

Sin embargo, advertido el lector de lo que no debe esperar encontrar, cabe insistir en que se trata de un buen libro de texto. Además de dar abundante información experimental y de ahondar en la interpretación, lo que es muy conveniente en la etapa formativa, expone muchos temas que no es frecuente hallar en manuales al uso: teoría elemental de diodos túnel, ionización por impacto y ruptura por avalancha, diodos luminiscentes, láseres semiconductores, piezo-resistencia y varios más. También ofrece una colección útil de problemas propuestos al final de cada capítulo. La calidad de la tipografía y la producción agradable y manejable son las habituales en esta editorial. (F. G. M.)

ELECTRÓNICA INDUSTRIAL, por Hansruedi Bühler. Gustavo Gili; Barcelona, 1985. ¿Qué papel desempeña la electrónica de potencia dentro del campo de la electrónica industrial? Se estudian aquí los dispositivos y circuitos de la energía eléctrica de las redes (alternas y continuas) de alimentación de los equipos industriales.

Los dos primeros capítulos se consagran a la delimitación de los respectivos campos de actuación: aplicaciones de la electrónica industrial y mecánica operativa de los proyectos de instalación. Dentro de la electrónica industrial, la de potencia contiene todos los elementos de manejo de la propia energía eléctrica. Tras una breve presentación de los dispositivos básicos (diac, triac y tiristor) el autor clasifica los circuitos de las aplicaciones de la electrónica de potencia, clasificación que guiará el resto de la obra.

El tipo de conmutación de los dispositivos empleados en los circuitos genera la primera clasificación. Los circuitos pueden ser sin conmutación (conducción permanente), con conmutación natural (impuesta por la propia red de alimentación) o forzada (obtenida desde circuitos adicionales).

Un aspecto anterior a todos los sistemas es el referido al comportamiento térmico y a los mecanismos posibles de protección antitérmica y contra sobretensiones. Este estudio especial constituye el contenido del capítulo 3. Los circuitos sin conmutación constituyen un reducido grupo. En el capítulo 4 se analizan los variadores de corriente alterna como máximo exponente de los mismos y se presentan los circuitos clásicos de control de C.A., monofásicos y trifásicos, que no recurren a su conversión en C.C.

En los capítulos 5 al 7, primera parte del bloque destinado a los circuitos con conmutación natural, se describen los mecanismos de funcionamiento de los convertidores de corriente a través de una señal analógica de control obtenida de la propia C.A. Se estudia el funcionamiento ideal de tales sistemas en los montajes clásicos: trifásicos, monofásicos y hezafásicos, tanto en estrella como en puente. Para acercarnos al funcionamiento real, el capítulo siguiente plantea el fenómeno del solapamiento de las corrientes provocado por la conmutación. Cuando la inductancia de carga no es infinita, conseguimos una mejor aproximación a la realidad, aunque las complicaciones que surgen obligan al autor a dedicar a su análisis un capítulo entero (el 7). Los últimos problemas reales abordados son los relacionados con la conducción intermitente (o de anulación de la corriente antes del disparo de la siguiente fase) y el comportamiento frente a cargas puramente resistivas.

Las aplicaciones prácticas de los elementos de conmutación natural imponen el conocimiento de dos factores imprescindibles. Se refiere el primero (capítulo 8) a los transformadores adecuados para los convertidores. Cada circuito exige un tipo de transformador; se revisan las corrientes, fluidos y potencias asociadas. El siguiente problema asociado a los convertidores es el provocado por las corrientes no sinusoidales que circulan por ellos y que aparecen bajo la forma de "corrientes de red". Se analizan, en el capítulo 9, los montajes anteriores, el diseño y uso de los necesarios filtros de aislamiento.

La tensión de salida (continua) de los convertidores de corriente estudiados en los capítulos anteriores puede cambiar de signo, pero no corriente, lo cual en ciertos casos (tales como los accionamientos reversibles con motores de continua) resulta imprescindible. La solución se resuelve en el capítulo 10 con los convertidores bidireccionales. De todas las posibles disposiciones, se estudian los montajes antiparalelo, cruzado y en H. Estos tienen la propiedad de que, en ciertos casos, puede circular corriente de un convertidor a otro sin pasar por la carga. Este hecho supone una característica lineal para pequeñas corrientes continuas, pero exige el empleo de bobinas limitadoras, lo que restringe su uso a instalaciones de baja potencia. Para las situaciones en que de-

ban controlarse potencias elevadas (y, por tanto, limitar la potencia reactiva absorbida) debe eliminarse dicha corriente de circulación.

En muchas aplicaciones industriales es preciso disponer de una red de alimentación de alterna de gran potencia, aunque de frecuencia distinta de la de la red convencional. Para ello se emplean los convertidores de frecuencia con conmutación natural (capítulo 11). A tal fin se utilizan los convertidores bidireccionales. Para conexión entre redes alternas con transporte de potencias nominales de 2000 MVA y más, se emplean los convertidores con "circuito intermedio", formados por dos convertidores de corriente. El primero convierte la alterna de entrada en continua y el segundo efectúa la conversión inversa a la frecuencia requerida. Estas situaciones requieren frecuencias de la red de salida de valores relativamente bajos (hasta 100 hertz). Existen, sin embargo, aplicaciones en que se precisan valores más elevados (hasta 25 kilohertz), así el calentamiento, endurecimiento y fundición de metales. Se emplean entonces los convertidores con carga de circuito oscilante.

La última parte del libro está dedicada a los circuitos de conmutación forzada: el 12 y el 13 a los variadores de corriente continua; los dos siguientes (14 y 15), a los onduladores, y, el postremo (16) a los convertidores de frecuencia. Un variador de corriente continua es aquel que permite alterar el valor medio de una corriente continua mediante interrupciones periódicas de la misma, de forma similar a como se hace con alterna. El problema que se plantea aquí es el de la imposibilidad de provocar un paso al corte del tiristor bajo polarización continua. Para su solución se estudia el circuito denominado "de extinción", que permite efectuar el paso de corte a conducción y viceversa bajo condiciones de polarización continua del tiristor. El conjunto se llama "contactor estático".

La conmutación forzada, característica de los contactores estáticos, impone ciertas restricciones que se manifiestan en forma de transitorios de conmutación. De su estudio, así como de las consecuencias que tiene en el diseño de circuitos prácticos, incluso con un ejemplo numérico (lo que ocurre por primera y única vez en todo el libro), se ocupa el capítulo 13.

Los onduladores constituyen una aplicación importante de los contactores estáticos, pues suponen la posibilidad de obtener corrientes alternas de hasta 1 MVA a partir de alimentaciones de continua. En su estructura básica y análisis de funcionamiento elemental se entretiene el capítulo 14, que describe los circuitos generadores monofásicos y los trifásicos. De la misma forma que en el capítulo 13 se detallaban los fenómenos reales asociados a la conmutación forzada, en el 15 se pasa revista a los circuitos de extinción del tiristor más apropiados para el funcionamiento con conmutación forzada (extinción individual y por fase), completando así el estudio de los onduladores.

En el capítulo 16, último de la obra, asistimos a la aplicación de los contactores estáticos y de los tiristores en general para la síntesis de convertidores de frecuencia. A diferencia de lo hecho en el 11, aquí se recurre a la conmutación forzada. El libro concluye con un glosario de términos (símbolos y unidades) y una breve bibliografía que no incluye publicaciones posteriores a 1977, lo que junto con la ausencia de circuitos prácticos y ejemplos numéricos resta el atractivo que se podría desear en una obra bien construida desde el punto de vista didáctico e informativo. (F. J. L.)

THE TURTLES OF VENEZUELA, por Pritchard y P. Trebbau. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. SSAR. Miami University; 1984. Los reptiles pertenecientes al orden Chelonia, que algunos autores incluyen en el orden Cotylosauria, forman el grupo de las tortugas. Sus rasgos distintivos principales son dos: un cráneo anápsido y la presencia de un caparazón óseo cubierto o no de escamas córneas. El vocablo anápsido alude a la ausencia de verdaderas fosas temporales en el cráneo de las tortugas en contraste con otros órdenes de reptiles en los cuales existe uno o dos forámenes en ambos laterales del cráneo. Según las especies, el cráneo puede ser compacto o estar emarginado en su parte posterior, emarginación que no es homóloga a ninguna de las verdaderas fosas temporales.

No nos encontramos ante una guía clásica al uso ni tampoco ante un libro exclusivo de las tortugas venezolanas, como pudiera suponerse por el título. La obra consta de varias partes. Una introducción y un resumen de dos páginas y media en inglés y en castellano dan paso al capítulo de distribución y zoogeografía de las tortugas sudamericanas. Este capítulo aporta una gran cantidad de datos paleontológicos, ponderados en relación con la distribución actual de las tortugas. Se establecen, así, hipótesis sobre el poblamiento del subcontinente americano. Dos subcapítulos, uno sobre el origen de las tortugas que habitan en las islas Galápagos y otro sobre la familia Meiolaniidae, cuyos representantes, todos fósiles, eran tortugas gigantes, cierran el apartado. Las familias de las que se ocupa el libro son las siguientes: Pelomedusidae, Chelidae, Emydidae, Testudinidae, Kinosternidae, Dermochelyidae y Cheloniidae.

La descripción y comentarios sobre cada una de ellas se estructura de acuerdo con un patrón didáctico: examen de las características morfológicas y las relaciones filogenéticas entre las familias próximas, lista de los géneros vivientes y extintos de las tortugas que componen cada familia en cuestión y repaso, rasgo a rasgo, género a género, de los quelonios que habitan en el subcontinente americano.

Por lo que a las especies se refiere, se ofrecen el nombre científico, sinónimos, diagnosis, descripción, tamaño y crecimiento, distribución, variación geográfica, hábitat, alimentación, reproducción, importancia económica y nombres vernáculos. Agrégase a ello un refinado trabajo plástico de dibujos y esquemas de las estructuras relevantes: cráneo en forma ventral dorsal y lateral, peto y espaldar. Un útil mapa de distribución acompaña al apartado dedicado a cada especie.

La importancia que adquieren las tortugas marinas es manifiesta. Más de cien páginas están consagradas a las cinco especies que se encuentran en Venezuela, *Dermochelys coriacea, Chelonia mydas, Caretta caretta, Ertemochelys imbricata* y *Lepidochelys olivacea*. La mayoría de las cuales se encuentran con cierta frecuencia en aguas europeas e incluso, algunas, en el Mediterráneo. En otro orden de cosas cabe resaltar la extensa descripción de una nueva especie de galápago: *Phrynops zuliae*.

Un libro que recopila tal cantidad de información no suele estar exento de errores. Piénsese en la referencia a amplias áreas de simpatría entre *Geochelone carbonaria* y *Geochelone denticulata*, o lo expuesto a propósito de Surinam. Los huecos que se observan en la distribución de *Geochelone carbonaria* o *Kinosternon scorpioides* no son en realidad tales ya que se ha comprobado la presencia de estas dos especies en las zonas aludidas. Algunas consideraciones sobre el crecimiento de las distintas especies deben ser confirmadas con estudios de los animales en estado salvaje. (G. A. Ll.)

Bibliografía

Los lectores interesados en una mayor profundización de los temas expuestos pueden consultar los trabajos siguientes:

MUERTE SUBITA POR FALLO CARDIACO

PREVENTION OF SUDDEN ARRHYTHMIC DEATH WITH IMPLANTED AUTOMATIC DEFIBRILLATORS. M. Mirowski en *Annals of Internal Medicine*, vol. 97, n.º 4, págs. 606-608; octubre, 1982.

SUDDEN CARDIAC DEATH IN THE COMMUNITY. Mickey S. Eisenberg, Lawrence Bergner y Alfred P. Hallstrom. Praeger Publishers, 1984.

PREDICTORS AND PREVENTION OF SUDDEN CARDIAC DEATH. Leonard A. Cobb y Jeffrey A. Werner en *The Heart, Arteries and Veins*, dirigido por J. Willis Hurst. McGraw-Hill Book Company, 1986.

GLICOESFINGOLIPIDOS

HANDBOOK OF LIPID RESEARCH, VOL. 3: SPHINGOLIPID BIOCHEMISTRY. Dirigido por J. N. Kanfer y S. Hakomori. Plenum Press, 1983.

A REVIEW OF THE IMMUNOGENIC AND IMMUNO-MODULATORY PROPERTIES OF GLYCOSPHINGOLIPIDS. D. M. Marcus en *Molecular Immunology*, vol. 21, n.º 11, págs. 1083-1091; noviembre, 1984.

TUMOR-ASSOCIATED CARBOHYDRATE ANTIGENS. Sen-itiroh Hakomori en *Annual Review of Immunology*, vol. 2, págs. 103-126; 1984.

EL CLIMA DE MARTE

THE ASTRONOMICAL THEORY OF CLIMATE CHANGE ON MARS. Owen B. Toon, James B. Pollack, William Ward, Joseph A. Burns y Kenneth Bilski en *Icarus*, vol. 44, n.º 3, págs. 552-607; diciembre, 1980.

THE SURFACE OF MARS. Michael H. Carr. Yale University Press, 1981.

THE HISTORY OF WATER ON MARS. Steven W. Squyres en *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, vol. 12, págs. 83-106; 1984.

ESPUMAS ACUOSAS

PHYSICAL CHEMISTRY OF SURFACES. Arthur W. Adamson. John Wiley & Sons, Inc., 1976.

RHEOLOGY OF FOAMS AND HIGHLY CONCENTRATED EMULSIONS, I: ELASTIC PROPERTIES AND YIELD STRESS OF A CYLINDRICAL MODEL SYSTEM. H. M. Princen en *Journal of Colloid and Interface Science*, vol. 91, n.º 1, págs. 160-175; febrero, 1983.

EL GUEPARDO, EN PELIGRO DE EXTINCION GENETICA

GENETIC BASIS FOR SPECIES VULNERABILITY IN THE CHEETAH. S. J. O'Brien, M. E. Roelke, L. Marker, A. Newman, C. A. Winkler, D. Meltzer, L. Colly, J. F. Evermann, M. Bush y D. E. Wildt en *Science*, vol. 227, n.º 4693, págs. 1428-1434; 22 de marzo de 1985.

MORPHOLOGICAL VARIABILITY AND ASYMMETRY IN THE CHEETAH (*ACINONYX JUBATUS*), A GENETICALLY UNIFORM SPECIES. Robert K. Wayne, William S. Modi y Stephen J. O'Brien en *Evolution*, vol. 40, n.º 1, págs. 78-85; 1986.

ADN MITOCONDRIAL HUMANO

DISTINCTIVE FEATURES OF THE 5'-TERMINAL SEQUENCES OF THE HUMAN MITOCHONDRIAL mRNAs. Julio Montoya, Deanna Ojala, Giuseppe Attardi en *Nature*, vol. 290, n.º 5806, págs. 465-470; 9 de abril de 1981.

tRNA PUNCTUATION MODEL OF RNA PROCESSING IN HUMAN MITOCHONDRIA. D. Ojala, J. Montoya, G. Attardi en *Nature*, vol. 290, n.º 5806, págs. 470-474; 9 de abril de 1981.

THE PATTERN OF TRANSCRIPTION OF THE HUMAN MITOCHONDRIAL rRNA GENES REVEALS TWO OVERLAPPING TRANSCRIPTION UNITS. J. Montoya, G. Gaines, G. Attardi en *Cell*, vol. 34, págs. 151-159; 1983.

SIX UNIDENTIFIED READING FRAMES OF HUMAN MITOCHONDRIAL DNA ENCODE COMPONENTS OF THE RESPIRATORY-CHAIN NADH DEHYDROGENASE. A. Chomyn, P. Mariottini, M. W. J. Cleeter, C. Ian Ragan, A. Matsuno-Yegi, Y. Hatefi, R. F. Doolittle y G. Attardi en *Nature*, vol. 314, n.º 6012, págs. 592-597; 18 de abril de 1985.

BUSCA DE ALIMENTO EN LOS BOSQUES DE LA EUROPA POSGLACIAL

RESEARCH AND DEVELOPMENT IN THE STONE AGE: TECHNOLOGICAL TRANSITIONS AMONG HUNTER-GATHERERS. Brian Hayden en *Current Anthropology*, vol. 22, n.º 5, págs. 519-548; octubre, 1981.

THE SIGNIFICANCE OF FOOD STORAGE AMONG HUNTER-GATHERERS: RESIDENCE PATTERNS, POPULATION DENSITIES, AND SOCIAL INEQUALITIES. Alain Testart en *Current Anthropology*, vol. 23, n.º 523-537; octubre, 1982.

TIME BUDGETING AND HUNTER-GATHERER TECHNOLOGY. Robin Torrence en *Hunter-Gatherer Economy in Prehistory: A European Perspective*, dirigido por Geoff Bailey. Cambridge University Press, 1983.

DARWIN, GEOLOGO

DARWIN, LYELL, AND THE GEOLOGICAL SIGNIFICANCE OF CORAL REEFS. D. R. Stoddart en *The British Journal for the History of Science*, vol. 9, Parte 2.ª, n.º 32, págs. 199-218; julio, 1976.

THE RED NOTEBOOK OF CHARLES DARWIN, dirigido por Sandra Herbert. British Museum (Natural History) y Cornell University Press, 1980.

DARWIN THE YOUNG GEOLOGIST. Sandra Herbert en *The Darwinian Heritage*, dirigido por David Kohn. Princeton University Press, 1985.

JUEGOS DE ORDENADOR

STOCHASTIC MODELS OF PHYLOGENY AND THE EVOLUTION OF DIVERSITY. David M. Raup, Stephen J. Gould, Thomas J. M. Schopf y Daniel S. Simberloff en *The Journal of Geology*, vol. 81, n.º 5, págs. 525-542; septiembre, 1973.

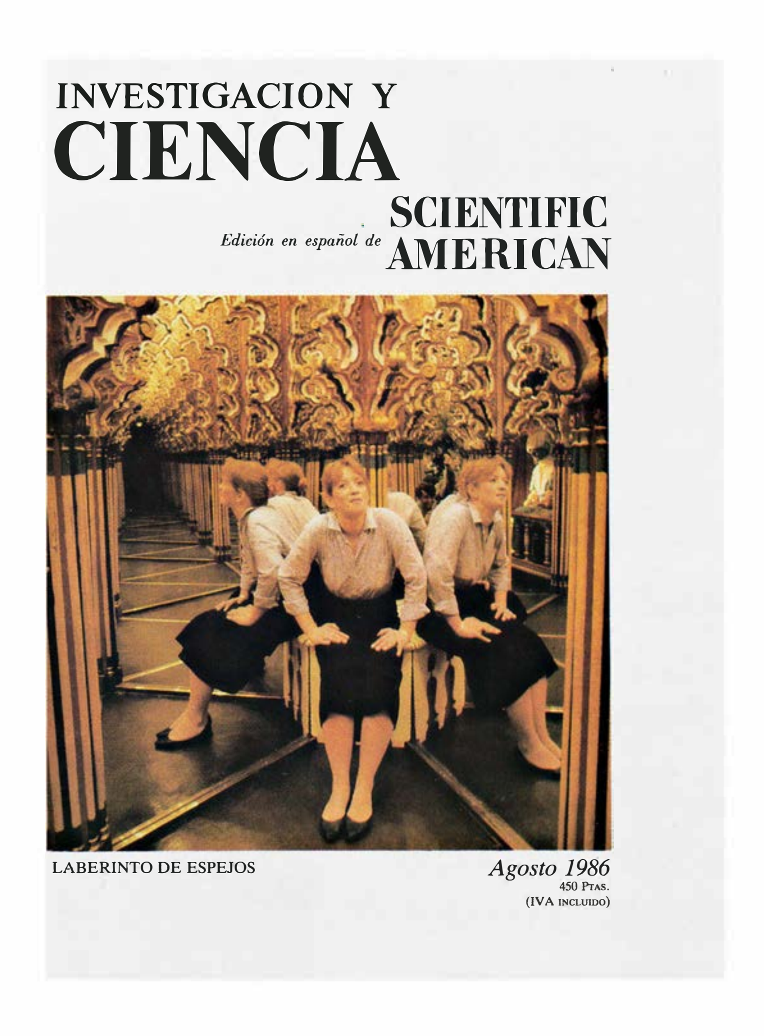
PROBABILISTIC MODELS IN EVOLUTIONARY PALEOBIOLOGY. David M. Raup en *Paleontology and Paleoenvironments: Readings from* American Scientist, dirigido por Brian J. Skinner. William Kaufmann, Inc., 1981.

TALLER Y LABORATORIO

ON THE THERMODYNAMICS OF THERMOELASTIC MARTENSITIC TRANSFORMATIONS. R. J. Salzbrenner y Morris Cohen en *Acta Metallurgica*, vol. 27, n.º 5, págs. 739-748; mayo, 1979.

ALEACIONES CON MEMORIA DE LA FORMA. L. McDonald Schetky en *Investigación y Ciencia*, n.º 40, págs. 32-41; enero, 1980.

Seguiremos explorando los campos del conocimiento



SUSTITUCION DE NUCLEOTIDOS EN LA EVOLUCION DEL ADN, por F. Rodríguez y J. R. Medina
En la evolución de los segmentos de ADN que se traducen en ARNm, las sustituciones estarían limitadas por las dificultades de cambios de aminoácidos y de los lugares que ocupan.

FIBRONECTINAS, por Richard O. Hynes
Proteínas adherentes, actúan de organizadores biológicos que mantienen las células en su lugar y guían sus movimientos.

¿ES SUPERSIMETRICA LA NATURALEZA?, por Howard E. Haber y Gordon L. Kane
La supersimetría quizá represente el próximo paso en la búsqueda de unas pocas leyes sencillas que expliquen la naturaleza de la materia.

EL NIÑO, por Colin S. Ramage
Un caldeamiento anómalo de la superficie del Pacífico ecuatorial se asocia con vastas fluctuaciones de la presión atmosférica, anomalías que guardan relación con cambios climáticos de ámbito mundial.

EL CORAZON, GLANDULA DE SUCCION, por Thomas F. Robinson, Stephen M. Factor y Edmund H. Sonnenblick
Un nuevo modelo propone que el músculo almacena energía en cada contracción, que se emplea luego en la fase de succión que ayuda al llenado del órgano. El movimiento global del corazón facilita también ese efecto.

SELECCION SEXUAL EN LOS PTILONORRINQUIDOS, por Gerald Borgia
El complejo nido de esas extraordinarias aves australianas y de Nueva Guinea constituye el centro de una intensa competencia entre los machos.

PERCEPCION DEL MOVIMIENTO APARENTE, por Vilayanur S. Ramachandran y Stuart M. Anstis
Cuando el movimiento de un objeto que sólo se ve intermitentemente resulta ambiguo, el sistema visual resuelve la confusión ingeniándolas con un reflejo del conocimiento del mundo físico.

MOLINOS DE VIENTOS MODERNOS, por Peter M. Moretti y Louis V. Divone
Los principios que los mueven siguen siendo los de antaño, pero han cambiado sus materiales y tecnologías. La función principal de los molinos de viento es hoy la generación de energía eléctrica.

